

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE LYON

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

M. CONTE

Préparateur de Zoologie à la Faculté des sciences de l'Université de Lyon.

1^{re} THÈSE. — CONTRIBUTIONS A L'EMBRYOLOGIE DES NÉMATODES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 13 Mars 1902, devant la Commission d'examen

DEPÉRET	Président.
GÉRARD	} Examinateurs.
KOEHLER	

LYON

A. REY, IMPRIMEUR-ÉDITEUR DE L'UNIVERSITÉ

4, RUE GENTIL, 4

—
1902

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE LYON

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

M. CONTE

Préparateur de Zoologie à la Faculté des sciences de l'Université de Lyon.

1^{re} THÈSE. — CONTRIBUTIONS A L'EMBRYOLOGIE DES NÉMATODES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le Mars 1902, devant la Commission d'examen

DEPÉRET . . . *Président.*

GÉRARD . . . } *Examineurs.*

KOEHLER . . . }



LYON

A. REY, IMPRIMEUR-ÉDITEUR DE L'UNIVERSITÉ

4, RUE GENTIL, 4

—
1902



Digitized by the Internet Archive
in 2026

UNIVERSITÉ DE LYON

FACULTÉ DES SCIENCES

Doyen

M. DEPÉRET, I. . Correspondant de l'Institut.

Assesseur

M. VIGNON (Léo), I. .

Professeur honoraire

M. LAFON, , I. .

Professeurs

MM. ANDRÉ,  , I.  .	<i>Astronomie physique.</i>
BARBIER,  , I.  .	<i>Chimie générale.</i>
GOUY, I.  .	<i>Physique.</i>
GÉRARD, I.  .	<i>Botanique.</i>
DUBOIS,  , I.  .	<i>Physiologie générale et comparée.</i>
DEPÉRET, I.  .	<i>Géologie.</i>
KOEHLER, I.  .	<i>Zoologie.</i>
OFFRET, I.  .	<i>Minéralogie théorique et appliquée.</i>
VIGNON, I.  .	<i>Chimie appliquée à l'industrie et à l'agriculture.</i>
FLAMME, I.  .	<i>Mathématiques appliquées.</i>
VESSIOT, I.  .	<i>Mathématiques pures.</i>

Professeur adjoint

MM. VAUTIER, I. . *Physique.*

Chargés de cours et Maîtres de conférences

MM. GONNESSIAT, I.  .	<i>Astronomie.</i>
AUTONNE, I.  .	<i>Mathématiques.</i>
CARTAN, A.  .	<i>Mathématiques.</i>
COUTURIER, A.  .	<i>Chimie appliquée.</i>
RIGOLLOT, I.  .	<i>Physique industrielle.</i>
RICHE, I.  .	<i>Géologie.</i>
COUVREUR, I.  .	<i>Physiologie.</i>
RAY, A.  .	<i>Botanique.</i>
WEISS, A.  .	<i>Physique.</i>
DARBOUX, A.  .	<i>Zoologie.</i>
TISSIER, I.  .	<i>Chimie générale.</i>

Secrétaire

M. BEAUDUN, I. .

INTRODUCTION

Les recherches sur l'embryologie des Nématodes ont conduit à des résultats extrêmement variés et contradictoires. Le problème de l'origine des feuilletts chez ces animaux a plus spécialement attiré l'attention, et sa solution est encore aujourd'hui l'objet de deux conceptions très différentes : la gastrulation et la délamination. L'indication de deux processus de segmentation si opposés dans un groupe aussi homogène que celui des Nématodes m'a conduit à reprendre l'étude de cette segmentation chez des espèces appartenant à des genres très différents.

L'organogenèse n'a été l'objet d'aucune étude d'ensemble, nous ne possédons sur ce sujet que quelques renseignements épars. Il y avait donc là une grande lacune à combler : c'est ce que j'ai tenté de faire malgré les difficultés inhérentes à l'étude de matériaux d'une extrême exigüité.

Un certain nombre de points de cet organogenèse ne pouvaient être résolus directement par suite de difficultés d'observation, j'ai dû, pour éviter toute lacune, avoir recours, dans certains cas, aux données de l'anatomie comparée.

Frappé des divergences qui existent entre certaines structures chez l'embryon très jeune et chez l'adulte, j'ai été amené à étudier le développement post embryonnaire, et cette étude m'a conduit à la découverte de véritables métamorphoses chez les Nématodes parasites.

La présence d'œufs anormaux dans des utérus de *Sclerostomum equinum* Duj. m'a entraîné à aborder la question du tro-

pisme de l'œuf des Nématodes : plus heureux que mes devanciers j'ai pu, grâce à une méthode expérimentale nouvelle, arriver à quelques résultats intéressants.

C'est dans le laboratoire de M. le professeur Kœhler que j'ai fait mes recherches ; qu'il me permette de lui exprimer ici toute ma reconnaissance pour les conseils éclairés et l'appui si bienveillant qu'il n'a cessé de me prodiguer. M. Caullery, aujourd'hui professeur à la Faculté des Sciences de Marseille, m'a guidé dans mes débuts et initié aux méthodes zoologiques ; M. Darboux, son successeur à la Faculté des Sciences de Lyon, a suivi mes recherches et m'a sans cesse prêté le concours le plus précieux : je leur adresse à tous deux mes bien sincères remerciements.

M. le professeur A. Giard, membre de l'Institut, a bien voulu s'intéresser à mes recherches et me témoigner un intérêt pour lequel je lui adresse ici l'expression de ma profonde gratitude.

Enfin, je remercie bien cordialement de son aide dévouée mon excellent ami, C. Vaney, dont j'ai pu apprécier toute la valeur, tant au cours de ces recherches que dans de nombreux travaux poursuivis en collaboration.

CONTRIBUTIONS

A

L'EMBRYOLOGIE DES NÉMATODES

CHAPITRE PREMIER

HISTORIQUE

Les travaux sur l'embryogénie des Nématodes sont déjà fort nombreux ; mais, en dehors de l'important mémoire du Dr Hallez (1885), nous ne possédons aucune étude comparée, portant sur un certain nombre de types. Tous les travaux publiés sont des monographies dont beaucoup ont été entreprises en vue de résoudre un détail particulier d'embryologie générale.

Dans ce qui va suivre, je mettrai tout d'abord à part les travaux relatifs à la maturation des produits sexuels et à la fécondation de l'œuf ; depuis la découverte de ces phénomènes par Bütschli sur des œufs de petits Nématodes libres, les animaux de ce groupe ont fourni des matériaux de premier ordre pour la solution de ces problèmes. Il n'entre point dans le cadre de mon travail de les aborder, aussi me dispenserai-je de les analyser.

Les premiers documents sur le développement des Nématodes se trouvent dans un mémoire d'Henry Nelson (1852), sur la reproduction de l'*Ascaris mystax*. Après avoir étudié longuement les phénomènes relatifs à la formation des éléments sexuels, la fécondation et l'origine des enveloppes de l'œuf, cet auteur étudie la segmentation. Celle-ci est totale et aboutit à

un gros massif cellulaire plein. Dans cette masse se fait une invagination en doigt de gant, invagination qui s'accompagne d'une fusion partielle du vitellus (?). De ce fait, la masse cellulaire ne tarde pas à se transformer en un anneau qui, se rompant en un point, donne un embryon recourbé. Je ne m'attarderai pas à relever tout ce qu'il y a d'erroné dans ces résultats que la connaissance tout à fait imparfaite de l'embryologie générale à cette époque peut seule expliquer.

Je ne signalerai que pour mémoire les recherches de Metchnikoff (1865) sur le développement d'*Ascaris nigrovenosa* et de Pérez (1866) sur l'*Anguillule terrestre*. Les premières constituent une étude surtout biologique du parasite ; quant aux secondes, j'aurai l'occasion d'en parler à propos des conditions de ponte des Nématodes.

En 1876, Bütschli publie une monographie du développement de *Cucullanus elegans*. Dans ce travail resté classique, il signale, à la suite d'une segmentation totale, la formation d'une blastula discoïdale qui se reploie en coupe pour donner une gastrula embolique, dont le blastopore deviendra la bouche de l'embryon. Quant au mésoderme, il apparaît sous la forme de proliférations cellulaires prenant naissance au voisinage du blastopore. Bütschli n'a étudié cette espèce que par transparence ; j'en ai repris l'étude par la méthode des coupes et suis arrivé à des résultats très différents et plus en rapport avec nos connaissances générales sur l'embryologie des Nématodes.

Ganin, en 1877, publie une étude sur le développement de *Pelodera teres*. La segmentation aboutit à une blastula qui s'incurve : les cellules placées au fond de l'incurvation pénètrent dans la cavité de segmentation et constituent l'ébauche de l'endoderme, puis la face incurvée redevient plane. Sur les côtés de l'endoderme se différencient deux massifs allongés représentant le mésoderme. Les cellules sexuelles sont différenciées de bonne heure. L'œsophage se forme par une invagination ectodermique en entonnoir allant à la rencontre de l'endoderme ; de même pour le rectum. L'auteur étudie

longuement le développement du système nerveux : l'ébauche de celui-ci, d'origine ectodermique, consiste en un anneau offrant d'abord trois épaissements, deux latéraux et un dorsal. Un épaissement ventral apparaît beaucoup plus tard. L'auteur établit, en se basant sur ce mode de développement du système nerveux ainsi que sur celui des diverses parties du tube digestif, un rapprochement entre les Nématodes et les Arthropodes. Ce rapprochement a été repris depuis par divers auteurs.

Natanson, la même année, étudie le développement de trois espèces d'Oxyures parasites du tube digestif de *Periplaneta orientalis* et de *Phyllodromia germanica*. La segmentation donne une blastula à cavité très réduite : il se forme une légère invagination au fond de laquelle les éléments donnent les cellules endodermiques qui pénètrent dans la cavité de segmentation. L'invagination gastrulaire est insensible et n'existe que pendant très peu de temps. Le mésoderme se différencie aux dépens de l'endoderme. La bouche et l'anus se forment par des invaginations ectodermiques : l'endoderme donne l'intestin antérieur et moyen. Après la formation d'un bulbe pharyngien, il se produit un enkystement et l'embryon se transforme en puppe. L'auteur ne donne malheureusement aucun détail sur ce stade puppe qui subsiste un temps indéterminé dans les excréments de *Periplaneta orientalis*.

Osman Galeb, en 1878, étudiant les mêmes Oxyures, est amené à un résultat très différent : d'après lui, la segmentation aboutit à une masse pleine de cellules dans laquelle se délamine une couche périphérique qui constituera l'ectoderme. Quant à la masse centrale, Galeb ne donne que des renseignements bien vagues sur son évolution : il s'y différencieraient deux bourgeons creux, un antérieur et un postérieur, qui iraient à la rencontre l'un de l'autre pour former le tube digestif. O. Galeb figure le mésoderme sous forme de deux bandes latérales dont on ne saisit point l'origine. Le mémoire de Galeb n'a d'ailleurs que très peu d'importance.

Orley, en 1880, dans sa *Monographie des anguilluliden*, étudie le développement d'*Anguillula aceti* : dans une morula se différencient par délamination deux couches de cellules dont une, périphérique, donnera l'ectoderme. La première indication du tube *alimentaire* consiste en une ligne ondulée autour de laquelle se groupent bientôt les cellules du tube digestif, lequel, plus tard, se différencie en un bulbe, un œsophage et un intestin. Orley étudie en outre, le développement de l'aiguillon des Dorylaimides et celui de l'appareil génital de *Diplogaster macrodon* Orley.

En 1882, paraît le travail classique de Gœtte sur le développement du *Rhabditis nigrovenosa*. On y trouve, exposée pour la première fois, la théorie des initiales, d'après laquelle les premières segmentations donneraient naissance à des cellules dont l'évolution ultérieure est dès ce moment parfaitement déterminée, en sorte que l'on peut parler d'une véritable prédestination de ces éléments.

Les recherches de Boveri (1887, 1892, 1893) et de ses élèves confirmant et complétant sur certains points celles de Gœtte, ont surtout contribué à donner à cette théorie une grande extension. Dès le stade de deux blastomères, une des cellules est spécialement destinée à former l'ectoderme du ver et rien que l'ectoderme ; quant à la seconde elle donnera un massif de cellules représentant l'endoderme et le mésoderme. La gastrulation est épibolique, l'ectoderme se développant en se multipliant à la surface du massif mésoendodermique. Le blastopore est représenté par une fente qui se ferme au point où se produira plus tard l'invagination œsophagienne. Le mésoderme est ventral et, à son intérieur, se différencie de bonne heure une grosse cellule qui est l'initiale génitale.

Les documents les plus importants et les plus précis sur l'embryogénie des Nématodes se rencontrent dans les travaux du Dr Paul Hallez, qui a étudié le développement de 11 espèces de Nématodes appartenant à 6 genres différents. A la suite de ses recherches le savant professeur de Lille a établi ce

principe capital, que la blastula homogène des Nématodes est composée de cellules ecto-, méso-, endodermiques occupant des points bien déterminés, sans que rien dans leur aspect ne permette d'en déceler la valeur ou la prédestination. L'auteur, en 1887, a précisé cette notion dans une note parue aux Comptes rendus de l'Académie des Sciences et montré que, dès le stade de 16 blastomères, la blastula renferme : 4 initiales endodermiques, 2 initiales mésodermiques, 2 initiales génitales et 8 initiales ectodermiques. Haliez propose de créer pour les œufs de Nématodes une catégorie spéciale, celle des œufs, qu'il désigne sous le nom d'œufs bradylécithes, entendant rappeler par le nom qu'il leur donne ce fait que l'accumulation du deutoplasme ne se fait que tardivement dans certains blastomères. Il attribue une grande importance à un stade du développement qu'il nomme stade sandale : ce stade est commun à tous les Nématodes qu'il a étudiés : c'est une gastrula épibolique dont l'ouverture prostomiale, réduite à une fente, se resserre petit à petit, plus vite d'arrière en avant que d'avant en arrière. Le stomodeum n'apparaît pas au même point que le blastopore : il consiste en une invagination ectodermique allant à la rencontre de l'intestin antérieur. Le système nerveux apparaît par refoulement de cellules ectodermiques formant un collier au point précis où se trouve la limite entre l'intestin antérieur et l'œsophage. Les initiales génitales sont d'abord sur le prolongement des bandes mésodermiques, puis glissent secondairement entre le mésoderme et l'endoderme. Haliez discute longuement les affinités du groupe : je n'insisterai pas pour le moment sur ce point, me réservant d'y revenir à la fin de ce travail.

Strübell, en 1888, dans son étude sur l'*Heterodera Schachtii*, Schm, figure quelques stades du développement. La gastrulation est nettement épibolique. Les deux initiales génitales sont différenciées sur les bandes mésodermiques.

Boveri, revenant sur les recherches d'Haliez, suit chez l'*Ascaris megalocephala* la différenciation des cellules génitales et des cellules somatiques. Dans ce même ordre d'idées, on

trouve un certain nombre de travaux allemands sur lesquels je reviendrai dans un instant.

Cobb, en 1889, étudie le développement de l'*Ascaris Kuken-thalii*; ses résultats concordent avec ceux de Hallez.

Benno Wandolleck, en 1892, étudie le développement de *Strongylus paradoxus*. Il suit les initiales ectodermiques et endodermiques. La segmentation est épibolique et rappelle celle de *Rhabditis nigrovenosa*. Le mésoderme se développe sous forme de deux bandes ventrales au sein desquelles se différencient deux grosses cellules qui sont les initiales génitales. Après l'invagination de l'œsophage, on ne peut plus distinguer la portion ectodermique du tube digestif de sa portion endodermique.

La même année O. zur Strassen publie une monographie de *Bradynema rigidum* v. Sieb. L'auteur a assisté à l'expulsion des deux globules polaires et aux mouvements consécutifs du protoplasme. Il signale la différenciation précoce des initiales endodermiques et mésodermiques. La cavité buccale se forme par invagination et le pore excréteur apparaît au point où se ferme le blastopore. Le mésoderme donne antérieurement et postérieurement deux grosses masses qui serviront respectivement à la formation du stomodeum et du proctodeum. Le stomodeum se développe par différenciation de ces cellules mésodermiques avant que les grosses cellules endodermiques soient arrivées au contact de l'invagination buccale. Zur Strassen ne croit pas et, sur ce point, il est en désaccord avec Gœtte et Strubell, que l'initiale génitale dérive d'une des bandes mésodermiques, mais il pense qu'elle est différenciée de très bonne heure et qu'à l'origine elle dérive d'une cellule méso-génitale.

Th. List, en 1893, étudie l'embryologie d'un type de Cucullanide, le *Pseudallius inferus*. Après une étude détaillée des premiers stades, il signale la formation d'une amphiblastula constituée par une double lame, comprenant d'un côté les cellules ectodermiques, de l'autre les cellules endodermiques.

Une sterrogastrula s'établit par reploiement des bords de la lame. Le mésoderme apparaît au début de la gastrulation par deux initiales qui sont des dérivés de l'endoderme apparues au stade seize. Il se forme plusieurs cordons mésodermiques. Des cellules ectodermiques qui, à la fin de la gastrulation, émigrent vers l'intérieur, constituent la première ébauche du système nerveux. L'auteur signale chez l'embryon trois cordons nerveux, deux latéraux et un dorsal. La bouche se forme par une invagination ectodermique, il en est de même pour l'anus.

En 1894, Jammes étudie le développement de deux espèces de Nématodes : l'*Oxyuris longicollis* Schn., et l'*Ascaris lumbricoïdes* Linn. Ses résultats viennent à l'encontre de la plupart de ceux exposés ci-dessus. La segmentation totale aboutit à une morula. Dans cette morula, comme l'avaient déjà admis O. Galeb et Orley, se différencie une couche périphérique qui est l'ectoderme. Quant à la masse centrale, c'est une masse mésoendodermique de laquelle se détachera, par délamination superficielle le mésoderme qui, se séparant de l'endoderme, viendra s'appliquer contre l'ectoderme. Ainsi apparaissent les trois feuilletts blastodermiques. D'après ce processus, comme le dit l'auteur « la notion d'initiales disparaît d'elle-même ». Jammes étudie longuement l'organogénie : le système nerveux résulte d'une différenciation sur place des cellules de l'ectoderme. L'endoderme donne l'intestin et le renflement œsophagien. Les organes excréteurs sont d'origine ectodermique ; quant aux glandes génitales, elles résultent d'une prolifération du mésoderme.

Ces résultats sont l'extension aux Nématoïdes de ceux obtenus par Villot, dans ses recherches sur l'embryogénie des Gordiens, ainsi que le fait remarquer cet auteur dans une réclamation de priorité.

Depuis cette époque, les auteurs qui se sont occupés de l'embryologie des Nématodes ont abordé cette question à un point de vue tout à fait spécial ; celui de la différenciation

hâtive des cellules génitales et somatiques. Deux espèces ont servi à ces recherches, consistant en numérotage de blastomères examinés sur l'œuf en segmentation, soit vivant, soit après coloration. Ce sont l'*Ascaris megalocephala* et le *Strongylus paradoxus*. Je me hâte de dire que si les auteurs sont d'accord pour admettre chez ces espèces des initiales au sens propre du mot, il n'en est plus de même quant à la détermination exacte de ces initiales.

Speman (1895), reprend les recherches de Wandolleck sur *Strongylus paradoxus*. Pour lui, dès le stade quatre, il y a deux initiales ectodermiques, une méso-endodermique et une génitale. Il suit ces initiales au cours de la gastrulation épibolique. Un seul point d'organogénie se rencontre dans ce travail : l'auteur croit qu'une grande partie de l'œsophage, formée par invagination, est plus considérable que ne l'admettait Wandolleck.

Zur Strassen, en 1896, reprend le développement de l'*Ascaris megalocephala* et suit l'évolution des initiales, surtout des initiales génitales.

La même année, Raffaello Zoja (1896) reprend ce sujet. Haliez, Gœttele et Strassen étaient arrivés à ce résultat que l'un des deux blastomères du stade deux, c'est-à-dire la moitié de l'œuf, servait à former l'endoderme plus le mésoderme. L'auteur, d'accord avec Boveri et Speman, admet que cet ensemble résulte d'une des quatre cellules du stade quatre et représente, par conséquent, le quart de l'œuf. De plus, il établit que l'initiale génitale, différenciée de très bonne heure dans la blastula, recouvre pendant un certain temps le blastopore et ne pénètre que secondairement dans la cavité de segmentation.

Comme on le voit, d'après ces quelques analyses sommaires, si la notion d'initiale paraît bien établie, le désaccord le plus complet règne entre les auteurs, quant à la détermination exacte de ces initiales. C'est ainsi que, pour une même espèce, l'*Ascaris megalocephala*, quatre auteurs sont conduits à quatre résultats différents. Ces divergences proviennent certainement

des difficultés auxquelles on se heurte lorsque l'on veut suivre l'évolution d'un œuf, tout en numérotant les divers blastomères. La superposition des plans de cellules, à laquelle il faut joindre comme j'ai pu le constater, les mouvements propres de l'œuf à l'intérieur de sa coque, sont des causes d'erreur presque impossibles à éviter. Mais les derniers travaux dont j'ai parlé sont, par contre, absolument concordants sur un point important : leur examen nous montre que toujours, dans le cours de la segmentation, les divers feuilletts se différencient d'une façon très précoce.

CHAPITRE II

TECHNIQUE

La plupart des auteurs qui se sont occupés de l'embryologie des Nématodes ont appliqué à cette étude la méthode de l'observation directe des œufs en voie de segmentation. Cette méthode, excellente pour l'observation des premiers stades de segmentation et des modifications de la couche de cellules superficielles devient d'un emploi extrêmement pénible, dès que le nombre des blastomères est un peu considérable.

Aussi comporte-t-elle alors des causes d'erreur d'où sont nées sans doute les divergences considérables que l'on constate entre les opinions des auteurs qui ont étudié cette embryologie. Il en est de même pour le procédé qui consiste à colorer les œufs *in toto* et à les examiner par transparence dans la glycérine ou le baume. J'ai essayé ces deux méthodes et n'ai point tardé à me convaincre de la difficulté du numérotage des blastomères dès que l'on a plusieurs plans de cellules. Reste encore la méthode élégante de M. Hallez, qui facilite un peu la tâche; mais, outre que la difficulté d'appréciation des plans de cellules n'est pas diminuée, j'ai lieu de redouter l'action des intoxications successives par l'acide carbonique qui, je le crois, peut entraîner des troubles dans la segmentation. J'espère montrer, en effet, dans un chapitre de ce travail, quel retentissement les troubles asphyxiques peuvent avoir sur la segmentation des œufs. Néanmoins, dans les premiers stades, ces troubles se traduisent d'une façon trop évidente pour être alors des causes d'erreur importantes. C'est ainsi que, pour le développe-

ment de l'*Ascaris megalocephala*, la méthode des coupes m'a permis de retrouver une blastula et un mode de gastrulation identiques dans leurs grandes lignes à ceux qu'avait décrits M. Hallez. Mais, à partir de la gastrulation, la méthode des coupes s'impose; j'y ai eu recours presque exclusivement. Cette méthode présente, dans son application aux œufs de Nématodes, de très grandes difficultés. Ces œufs ont en effet, en général, une paroi résistante, souvent même très épaisse et peu perméable aux réactifs; elle subit de plus, par l'action de ces réactifs des déformations très difficiles à éviter. Après beaucoup d'essais j'ai adopté, comme liquide fixateur, la solution suivante :

Alcool à 90 degrés . . .	6
Chloroforme	3
Acide acétique	1
Sublimé à saturation . . .	

Les matériaux à fixer sont jetés dans ce réactif. Ils y surnagent un certain temps, puis tombent au fond : la fixation est alors terminée; il ne reste qu'à retirer les pièces, les laver à l'alcool à 90 degrés, déshydrater et inclure en ayant soin d'ajouter graduellement la paraffine au toluène et de procéder lentement à l'évaporation de ce dernier.

D'une façon générale, j'ai débité en coupes de 2 μ , 4 μ et 8 μ d'épaisseur des tronçons d'utérus renfermant des œufs à des stades variés. La lecture des coupes est assez facile; les œufs, vu leur exigüité, se répartissent sur un nombre restreint de coupes et la reconstitution n'est d'ailleurs nécessaire que dans quelques cas spéciaux : gastrulation, par exemple.

Lorsque j'ai eu à faire à des espèces ovipares, j'ai employé la méthode suivante, basée sur l'imperméabilité bien connue de la coque des œufs de Nématodes : des tronçons d'utérus de 4 à 5 millimètres de long sont placés dans un récipient et lavés pendant cinq minutes à l'acide chromique à 1 pour 100, puis cet acide est enlevé et on ajoute quelques gouttes d'eau. Le tout est recouvert d'un obturateur.

L'acide chromique a fixé et rendu imputrescibles toutes les parties des tronçons susceptibles, par leur décomposition, de nuire au bon développement des œufs. Il suffit alors de prendre des tronçons à diverses époques pour avoir la succession des stades. Il est en outre nécessaire, pour empêcher l'apparition de toute moisissure, de laver à l'acide chromique de temps à autre. Cette méthode est d'ailleurs susceptible d'être appliquée à d'autres animaux ovipares dont les œufs amassés dans l'utérus ont une coque suffisante pour résister à l'action du réactif pendant quelques instants.

CHAPITRE III

ŒUFS ET APPAREILS GÉNITAUX

Les œufs de Nématodes sont pourvus d'une coque constituée par une ou plusieurs couches chitineuses. Leur forme est très variable.

Sphérique . . .	exemple	Ascaris.
Ovale . . .	—	Strongles. Selérostomes. Rhabditis.
Fusifforme . . .	—	Trichocéphales.
Cylindrique . . .	—	Spiroptera.

Je ne crois pas avec Götte (1882), et Jammes (1894), que la forme de la coque ait un retentissement quelconque sur le développement embryonnaire. Il n'y a en effet aucune différence entre le développement d'un Strongle et celui d'un Ascaris, et, comme je me propose de l'établir au cours de ce travail, le développement embryonnaire des Nématodes se ramène à un type unique.

L'épaisseur de la coque est très variable, mais elle ne constitue pas le seul facteur de la perméabilité des œufs : c'est ainsi que les œufs de Trichocéphale à coque mince sont au moins aussi résistants aux réactifs que ceux d'Ascaris à coque très épaisse. Il faut donc tenir compte non seulement de l'épaisseur de cette coque, mais surtout de la densité de sa chiline, cette densité se traduit par une rigidité plus grande. D'une façon générale, on peut dire que les formes ovipares ont des œufs à coque moins perméable que les formes vivipares. Jammes (1894) admet que la rigidité de la coque croît avec le degré de parasitisme ; il n'en

est rien, car les œufs de certains Nématodes libres du groupe des Dorylaimides ont une coque bien plus résistante que celle de formes parasites telles que les Sclérostomes et surtout que les Filaridés. Jammes admet aussi que l'imperméabilité du chorion a une conséquence au point de vue de l'accroissement, le chorion des œufs de Nématodes libres laisserait passer quelques matières liquides et l'embryon pourrait grâce à cela emprunter au milieu extérieur des aliments nécessaires à son accroissement. C'est là un fait que je n'admets point; sans doute ce chorion est souvent plus perméable que celui des œufs d'espèces parasites mais aucun échange nutritif ne se produit au travers. L'expérience suivante le prouve : Je prends dans une culture de *Rhabditis* sur colle de pâte des œufs au stade de deux blastomères, et je les ensemente les uns sur colle de pâte, les autres dans de l'eau. Ces œufs étant maintenus dans les mêmes conditions, je n'ai constaté dans la moyenne des éclosions aucune différence appréciable.

L'œuf des Nématodes a donc dès le début la quantité de réserves nutritives nécessaires à son développement complet et il n'y a, à ce point de vue, aucune différence entre le développement de certaines formes parasites, telles que le *Rhabditis nigrovenosa*, et celui de diverses formes libres. Ce n'est que chez les Filaridés où, en raison d'une adaptation plus complète au parasitisme, il pourrait peut-être se produire des échanges entre le milieu extérieur représenté par l'utérus de la mère et l'embryon en voie de développement. L'extrême minceur de la coque des Filaires me suggère cette hypothèse qui d'ailleurs n'est nullement démontrée. Si, d'ailleurs, comme l'admet Jammes, des échanges nutritifs se faisaient à travers le chorion, les œufs à chorion perméable seraient moins riches en vitellus que ceux à chorion peu perméable. C'est ainsi que l'œuf d'*Ascaris megalocephala* devrait être bien plus riche en vitellus que celui de *Strongyle* ou de *Rhabditis*. Cette richesse aurait un retentissement sur la rapidité de pénétration des éléments méso-endodermiques dans la cavité de segmentation. Or

il n'en est rien, les œufs d'*Ascaris megalocephala* offrent une gastrulation beaucoup plus embolique que ceux de Rhabditis ou de Strongle où la gastrulation est purement épibolique.

A vrai dire, le chorion a néanmoins, quant au développement de l'embryon, une grande importance, mais elle porte non pas sur des échanges purement nutritifs mais sur les échanges respiratoires. Plus le chorion des œufs est perméable, plus l'éclosion est rapide; c'est ainsi que les œufs d'*Ascaris*, à chorion résistant, éclosent en vingt jours, tandis que des œufs de Rhabditis ou de Scélérostomes, à chorion plus perméable, éclosent en quatre ou cinq jours. Il suffit de faire varier la richesse en oxygène du milieu ambiant pour amener dans la durée de l'éclosion des changements très importants, comme l'a montré M. Hallez. Je crois que, normalement, la rapidité de l'éclosion est déterminée par la perméabilité plus ou moins grande du chorion qui facilite plus ou moins les échanges respiratoires.

La coque des œufs de Nématodes est généralement lisse, sauf chez certaines espèces libres du genre *Plectus* où des expansions du chorion servent à fixer les œufs sur des algues. Cette coque est en général uniforme dans toute son étendue, sauf chez les Trichocéphales où deux bouchons chitineux moins denses mais très épais, oblitèrent deux extrémités opposées.

L'éclosion est des plus faciles à suivre avec des œufs de Rhabditis. L'embryon commence de très bonne heure à se mouvoir dans sa coque. Celle-ci conserve pendant très longtemps sa rigidité et, par suite, sa forme. L'embryon s'allonge graduellement en s'enroulant sur lui-même. En se déplaçant il se frotte contre la paroi. Celle-ci s'amollit de plus en plus et devient de plus en plus mince. Il est probable qu'une sécrétion quelconque de l'animal intervient pour amener cette dissolution du chorion qui, d'abord bien visible, finit par avoir une épaisseur telle que les plus forts grossissements sont nécessaires pour le distinguer. Il est alors souple, élastique, se déformant par suite des mouvements de l'embryon dont il tend à mouler de plus en plus les contours. L'embryon se meut en appuyant

sa tête contre la paroi qu'il s'efforce de percer. Celle-ci tout d'un coup éclate brusquement en un point par lequel l'embryon sort la tête en avant.

La plupart des Nématodes sont unisexués ; d'autres sont hermaphrodites et d'autres parthénogénétiques. Dans un récent mémoire, Maupas a montré que l'hermaphroditisme apparaissait toujours chez les femelles et que chez les femelles de *Rhabditis* en cet état, les mâles n'intervenaient plus pour la fécondation. Toutefois, Maupas signale l'apparition, à un moment donné, dans un testicule, de gros éléments qu'il considère comme des ovules. J'ai moi-même constaté ce fait dans le testicule d'un *Rhabditis* et dans celui d'un *Dorylaimus*. Je me suis efforcé de suivre le premier et j'ai constaté, en élevant ce Nématode, que ces gros éléments ne tardaient point à se résoudre et le surlendemain le testicule ne renfermait plus que des spermatozoïdes. Ces masses seraient-elles susceptibles de se développer comme des œufs parthénogénétiques ou d'être fécondées par un des spermatozoïdes placés à leur contact ? Maupas déclare n'avoir pu les suivre, mais suppose que cela est possible. L'examen que j'en ai fait me porte à croire qu'il n'y a là qu'un aspect transitoire et accidentel des spermatides.

Les éléments sexuels prennent naissance dans des appareils d'une structure très simple. Leur formation et leur maturation ont été l'objet d'études nombreuses, aussi laisserai-je complètement ce sujet de côté. Toutefois, il est un point sur lequel je crois devoir attirer l'attention : l'appareil génital des Nématodes parasites est généralement constitué par un simple tube allant en s'élargissant à partir de l'extrémité aveugle. Cette structure se rencontre d'ailleurs chez tous les Nématodes. Ce tube est divisé en deux régions, une région distale (ovaire ou testicule proprement dits) et une région terminale (utérus ou réceptacle séminal). Chez les formes parasites, ces deux régions diffèrent simplement par leur structure histologique ; le tube qui constitue l'ensemble étant plus ou moins circonvolutionné dans le sens longitudinal. Chez les formes libres, l'ovaire est

très nettement séparé de l'utérus : c'est ainsi que, chez un *Rhabditis*, entre les deux s'étend une région intermédiaire formée d'éléments vésiculeux de forme variable.

Ces éléments (fig. 1) délimitent un canal très étroit, qui réunit l'ovaire *ov* à l'utérus *ut*. Les ovules mûrs sont fécondés, soit à l'entrée, soit à la sortie de cet étroit conduit. Mais comme leur diamètre est de beaucoup plus considérable que



FIG. 1.

celui de ce conduit, ils sont obligés de s'étirer : ils coulent pour ainsi dire à travers ce canal pour reprendre, une fois dans la cavité utérine, leur forme définitive et s'entourer d'un chorion résistant.

L'utérus s'ouvre à l'extérieur par un pore dont la position est variable et constitue chez les formes libres un excellent caractère de détermination. A cette région sont souvent annexées des glandes unicellulaires. Ce pore est pourvu de muscles destinés à son ouverture. Chez certains *Dorylaimides* il s'y ajoute des pièces chitineuses recourbées qui se rabattent sur l'ouverture ; ces pièces sont pourvues de muscles spéciaux s'insérant sur leur base. Toutefois, l'occlusion du pore génital est loin d'être toujours aussi parfaite. Dans des cultures de *Rhabditis* sur colle de pâte, j'ai très souvent constaté le fait suivant : dans la cavité utérine se déplacent des granulations réfringentes quelquefois en très grand nombre ; ces granulations ne se colorent pas par l'acide osmique ; leur étude m'a montré (fig. 2) qu'elles étaient constituées par une paroi

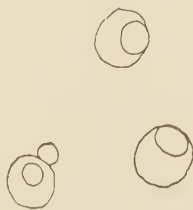


FIG. 2.

sphérique avec à son intérieur un gros granule réfringent. Isolées, certaines m'ont montré un bourgeonnement latéral dont j'ai pu retrouver les stades successifs sur divers exemplaires. Ce ne sont autre chose que des cellules de levure. Cette levure existe en quantité énorme dans le milieu ambiant. Elle paraît se rapporter à la levure des boulangers *Saccharomyces minor*. Comment cette levure pénètre-t-elle dans l'utérus? Il est probable qu'au moment où un œuf est lancé dehors, un vide se produit dans la cavité utérine et que l'occlusion du pore n'est point assez rapide pour empêcher une cellule de levure d'y être entraînée. Là, cette cellule peut proliférer, vivant aux dépens de liquides nutritifs venus de l'extérieur. Des cas de transport de levures par les Insectes ont déjà été signalés. J'attire l'attention sur la possibilité de leur transport par des Nématodes du genre *Rhabditis*. Ces êtres sont très fréquemment les hôtes des milieux où se développent les levures, ils offrent à ces dernières un abri parfait ; elles peuvent ainsi, soit directement, soit plutôt par des intermédiaires être transportées et résister un temps plus long. Ce n'est point là le premier cas de champignon vivant dans des anguillules ; je rappellerai le cas du *Catenula anguillulae* qui cause d'importantes épidémies dans les Anguillules terrestres.

Les œufs fécondés s'accumulent en plus ou moins grand nombre dans l'utérus. Extrêmement nombreux chez des formes parasites, telles que les *Ascaris*, les *Sclérostomes* ou les *Filaires*, leur nombre se réduit chez les formes libres. Toutefois, chez un *Rhabditis* vivipare, long de 2^{mm}35, j'ai pu constater, à un moment donné 105 œufs et 20 larves écloses. Chez d'autres *Rhabditis* ovipares, je n'en ai plus trouvé que deux ou trois en même temps, de même chez des *Dorylaimides* et enfin chez de petites espèces du genre *Monohystera* on n'en trouve plus qu'un seul à la fois.

Les dimensions des œufs ne sont pas en rapport avec celles de leurs progéniteurs. C'est ainsi que les œufs d'*Ascaris megalocephala* sont plus petits que ceux de *Rhabditis* ou de diverses

petites formes libres. Il en est de même pour les œufs de Filaires de grande taille qui sont extrêmement petits. Ces dimensions sont plutôt en rapport avec les conditions de dissémination. Plus l'être sera exposé à périr au cours de son évolution, plus son œuf est petit et plus grand en est le nombre que la mère engendre. Aussi, les formes ayant des migrations comme les Filaires, ont-elles des œufs très petits, beaucoup plus petits que ceux des formes à développement direct comme l'*Ascaris megalocephala*. Ces dernières ont d'ailleurs des œufs plus petits que ceux des formes libres qui se développent directement dans le milieu où ils sont rejetés sans avoir à parvenir dans un hôte.

CHAPITRE IV

INFLUENCE DU MILIEU NUTRITIF SUR LE DÉVELOPPEMENT

Dans le début de mes recherches je m'étais proposé de voir si les conditions de milieu nutritif avaient une influence sur le développement des Nématodes. J'ai eu recours aux formes libres et plus particulièrement à celles des genres *Rhabditis* et *Diplogaster* qui se prêtent tout à fait bien à ces recherches. J'ai employé à cet effet un *Rhabditis* que j'avais tout d'abord rapporté au *Rhabditis monohystera* Butschli, mais qui est plutôt une espèce voisine de celle-ci et que je décrirai dans un travail ultérieur ainsi qu'un *Diplogaster*, le *Diplogaster longicauda* Claus. J'ai adopté la méthode suivante : une femelle fécondée de *Rhabditis* est isolée dans une petite cuvette contenant de l'eau additionnée de colle de pâte, milieu nutritif qui, ainsi que Schneider l'a indiqué, convient très bien à ces formes libres terricoles. Au bout d'un certain temps, j'ai eu une culture que j'ai commencée dans une grande assiette de colle de pâte très épaisse préalablement portée à l'ébullition. J'ai suivi cette culture pendant six mois. Mon but était surtout de m'assurer de la valeur des caractères employés dans la taxonomie de ces formes si peu étudiées jusqu'à ce jour. Ces caractères sont de trois sortes :

- 1° Caractères de mensuration ;
- 2° Caractères anatomiques ;
- 3° Caractères biologiques.

Pour ce qui est des premiers, je n'ai point tardé à m'assurer

de leur extrême variabilité, laquelle est en rapport avec la valeur nutritive du milieu. C'est ainsi que sur colle de pâte, après quatre mois, les dimensions des individus adultes étaient réduites de plus de moitié. Le diamètre de l'œsophage et du bulbe varient également, par suite de l'élongation qu'ils subissent. Il n'y a donc point lieu de faire grand cas de ces caractères, et surtout comme l'a fait de Man, de baser sur eux des clefs dichotomiques.

Les caractères anatomiques sont de beaucoup les plus précis. Je dirai même que la plupart sont d'une précision rigoureuse, à condition de s'adresser à des individus parfaitement adultes. J'insiste sur ce point, car la taxonomie de ces êtres est à tort considérée comme dépourvue de tout caractère précis. Aussi, le nombre des espèces décrites jusqu'à ce jour est-il des plus restreints. Maupas, dans son récent mémoire a, sur dix-huit espèces qu'il a étudiées, rencontré treize espèces nouvelles. J'ai, pour ma part, déjà observé un grand nombre de formes nouvelles appartenant aux genres *Plectus*, *Dorylaimus*, *Monohystera*. Parmi ces caractères anatomiques, on doit mettre en première ligne les formations chitineuses : bouche, appareil masticateur du bulbe, baguettes de la bursa, spicules. Puis l'anatomie de l'appareil génital et la position des pores génitaux. En dernier lieu, le nombre des cellules intestinales et leur aspect ; ces derniers caractères sont très difficiles à apprécier et bien moins précis.

Les caractères biologiques invoqués par divers auteurs sont des plus variables. L'oviparité et la viviparité ne peuvent en rien constituer des éléments de détermination. Leur variabilité est très grande : il n'est souvent pas possible d'affirmer que telle espèce est ovipare ou vivipare, car il arrive souvent et surtout dans le genre *Rhabditis* que l'on voit une même espèce pondre des œufs ou des embryons éclos. Je me suis proposé de rechercher si ces variations étaient liées à des conditions du milieu nutritif.

Pérez avait constaté dans ses recherches sur *Rhabditis terricola* qu'au bout d'un certain temps les œufs éclosent dans l'uté-

rus, les embryons mis en liberté en perforent les parois, pénètrent dans la cavité générale et se glissent entre les organes maternels qu'ils finissent par dévorer. Maupas déclare qu'il est très difficile de garder des cultures pendant quelque temps sans que ce phénomène ne se produise. Il nourrissait ses Nématodes avec de la chair pourrie. J'ai constaté, pour ma part, dans des élevages sur colle de pâte qu'il ne se produisait que lorsque le milieu nutritif était dans un état de putréfaction trop avancée ou à la suite d'un état sénescence du Nématode. J'ai retrouvé des faits analogues chez des Nématodes parasites du genre *Spiroptère* : les embryons éclos dans l'utérus en avaient perforé les parois, avaient envahi la cavité générale et plusieurs même avaient pénétré dans le tissu des champs latéraux.

Cultivé sur colle de pâte, le *Rhabditis* s'est maintenu constamment vivipare. Les œufs se segmentent dans l'utérus, y éclosent et les embryons sont lancés à l'extérieur. Exceptionnellement dans des débuts de culture sur lames, où les conditions d'humidité et de pureté étaient aussi parfaites que possible, j'ai pu constater des cas d'ovoviviparité, mais les œufs pondus étaient toujours à des stades assez avancés. De même, lorsque la colle est dans un état de putréfaction trop avancée, on rencontre des cas de viviparité exagérée ; les embryons ne sont plus expulsés mais perforent l'utérus, pénètrent dans la cavité générale et se nourrissent aux dépens des tissus maternels.

L'activité reproductrice sur colle de pâte est liée à la valeur nutritive du milieu : dans les débuts de culture, j'ai pu obtenir des individus renfermant, outre un grand nombre d'œufs, plus de vingt larves écloses dans l'utérus, tandis qu'à partir du quatrième mois, la nourriture n'ayant pas été renouvelée, les femelles ne renfermaient plus que deux ou trois larves au maximum. Ainsi sur colle de pâte la viviparité est la règle ; il en est de même dans des cultures faites sur pomme de terre où ce caractère est constant.

Il en est tout autrement si l'on fait les semencements sur une solution de peptone. Là, l'activité reproductrice devient très

intense, l'oviparité est la règle et l'on rencontre dans les cultures de nombreux œufs n'ayant pas encore atteint le stade de deux blastomères, ce qui ne se rencontrait jamais dans les cultures précédentes. Cette règle ne souffre d'exceptions que lorsque le vers est dans un état de senescence trop avancée. Cette oviparité ne résulte pas simplement d'une accumulation excessive des œufs dans l'utérus, car sur colle de pâte des individus absolument bourrés d'œufs ne pondaient que des embryons. Au cours de ces cultures on voit se former dans le corps du vers d'abondantes granulations de réserve. Ces granulations envahissent d'abord les cellules de l'intestin, puis tout l'hypoderme et arrivent à rendre l'animal absolument opaque. Elle sont toujours plus abondantes chez les femelles que chez les mâles.

En résumé, ce *Rhabditis vivipare* sur colle de pâte devient franchement ovipare sur peptone.

J'ai réalisé l'expérience inverse avec le *Diplogaster longicauda*, espèce ovipare. Cette espèce étant cultivée sur un milieu peu nutritif, on voit les œufs éclore dans l'utérus, en perforer les parois, se nourrir aux dépens des organes maternels et même s'enkyster dans la cavité générale.

De ces expériences, il résulte que les conditions de ponte sont intimement liées à la valeur nutritive du milieu et nous pourrions y distinguer les cas suivants susceptibles de se rencontrer dans une même espèce.

OVIPARITÉ	{	<i>absolue</i>	ponte d'œufs non segmentés.
		<i>relative</i>	ponte d'œufs en voie de segmentation.
OVOVIVIPARITÉ			ponte d'œufs renfermant un embryon mobile dans leur intérieur.
VIVIPARITÉ.			ponte d'embryons éclos dans l'utérus.
PARASITISME EMBRYONNAIRE. . .			la mère dans un état morbide est dévorée par sa progéniture.

CHAPITRE V

SEGMENTATION ET FORMATION DES FEUILLETS

Comme on l'a vu dans l'exposé sommaire de l'histoire du développement des Nématodes, les résultats des recherches entreprises sur ce sujet sont des plus variés et des plus contradictoires. On peut les résumer, quant au processus de segmentation, de la façon suivante :

Gastrulation embolique pure. .	Type	<i>Cucullanus elegans</i> , Bütschli.
Gastrulation épibolique pure. .	—	<i>Rhabditis nigrov- nosa</i> , Götte.
Types diverses de gastrulations intermédiaires	—	<i>Ascaris megaloce- phala</i> , Hallez.
— — — — —	—	<i>Rhabditis aceti</i> , Hal- lez.
— — — — —	—	<i>Bradynema rigidum</i> , Zur Strassen.
Délamination et planulation. .	—	<i>Rhabditis aceti</i> , Orley.
— — — — —	—	<i>Ascaris lumbricoïdes</i> , Jammes.
— — — — —	—	<i>Oxyuris longicollis</i> , Jammes.

De cet ensemble, il paraît résulter une variabilité extrême dans le développement embryonnaire des Nématodes.

Je me suis proposé de prendre un assez grand nombre de types et de les étudier de façon à voir s'il n'était pas possible de ramener leurs développements à un type bien déterminé. De plus, aucune espèce du grand groupe des Filaridés n'a encore été étudiée. Je me suis adressé à deux espèces de ce groupe : le *Spiroptera microstoma* du cheval et la *Filaria ranae esculentae* de la grenouille. Malgré l'exiguïté de leurs éléments, il m'a paru que ces êtres, réalisant une adaptation bien complète au parasitisme, pourraient fournir des documents intéressants sur le développement général des Nématodes.

Les espèces qui font l'objet de cette étude sont :

- 1° *Sclerostomum equinum*, Müller, du cheval.
- 2° *Spiroptera microstoma*, Schneider, du cheval.
- 3° *Filaria ranae esculentæ*, Valentin, de la grenouille.
- 4° *Cucullanus elegans*, Zed, du goujon perche.
- 5° *Rhabditis*, Sp.
- 6° *Strongylus rufescens*, Leuck, du mouton.
- 7° *Ascaris megalocephala*, Cloq., du cheval.

1° *Sclerostomum equinum*.

L'embryologie du *Sclerostomum equinum* n'a jamais été l'objet d'aucune recherche. Cependant la fréquence de ce parasite, la perméabilité assez grande de ses œufs, en font pour l'étude du développement des Nématodes, un matériel précieux.

Les œufs de cette espèce sont entassés en grand nombre dans l'utérus. L'appareil femelle se compose de deux tubes repliés longitudinalement un certain nombre de fois et se terminant chacun par deux portions renflées qui sont les utérus. A la jonction, quelques fibres musculaires servent à pousser les œufs dans la cavité utérine. Les deux cavités se réunissent en un vagin très court qui s'ouvre sur la face ventrale. Cette espèce est vivipare. Les œufs ont une coque très mince, mais néanmoins suffisamment résistante pour ne pas se déformer

quand l'embryon se déplace à son intérieur sauf, toutefois, au moment de l'éclosion. Les œufs se développent dans l'utérus maternel, les plus âgés étant contre la paroi et les plus jeunes au centre et surtout au fond de l'utérus. Ces œufs isolés se développent parfaitement hors de l'utérus, mais jamais à sec. Leur développement se poursuit normalement dans l'eau et même sous une couche d'eau, contrairement à ce qui a lieu pour ceux d'*Ascaris megalocephala*, comme l'a montré Hallez.

Les deux premiers blastomères (fig. 3) sont très sensiblement égaux. Dès le stade 4 (fig. 4), les blastomères délimitent partiellement une cavité rectangulaire.



FIG. 3.

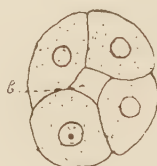


FIG. 4.



FIG. 5.

Cette cavité va s'accroître au fur et à mesure que le nombre des blastomères augmentera; en même temps ces blastomères s'appliquant plus étroitement les uns contre les autres, cette cavité se fermera: ce sera la cavité de segmentation. On aboutit ainsi à une cœloblastula (fig. 5), dont le blastocœle *b* est très vaste. Parmi les cellules de la blastula, deux d'entre elles se distinguent par une plus grande taille et un contenu moins fortement colorable par les réactifs. Elles n'ont point ces caractères dès leur apparition: ce n'est que secondairement qu'on voit leur volume s'accroître et leur contenu changer un peu d'aspect. Elles sont plus riches en vitellus que les autres éléments de la blastula, mais elles ne se chargent de vitellus que secondairement. Hallez qui, le premier, a constaté chez des œufs de Nématodes, ce fait que des éléments de la blastula se chargeaient secondairement de vitellus, a créé pour ces sortes d'œufs un nom particulier, celui

d'œufs bradylécithes. Je ne crois pas qu'il faille attribuer à cette expression la même valeur qu'à celles d'œufs centrolécithes, télolécithes, etc. Ces dernières, en effet, préjugent d'un retentissement déterminé du vitellus sur le développement. Elles caractérisent des développements de groupes entiers. Comme on le verra, par la suite, ces deux cellules à vitellus du Sclérostome, sont les deux initiales endodermiques. Elles possèdent ce caractère d'initiales avant que rien, dans leur aspect le trahisse. C'est secondairement, par suite des rapports des blastomères entre eux, que le vitellus se rassemble dans ces cellules. Aussi le retentissement sur l'embryogénie est-il nul.

Au fur et à mesure que les dimensions de ces initiales endodermiques augmentent, la face qui les porte s'aplatit et les autres cellules se multiplient activement.

Ces initiales endodermiques *e* (fig. 6 et 7) glissent obliquement l'une à la suite de l'autre pour pénétrer dans le blastocœle.



FIG. 6.



FIG. 7.



FIG. 8.

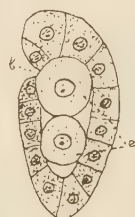


FIG. 9.

Les cellules superficielles entourent alors de partout les cellules endodermiques, sauf en un point, celui par lequel elles ont glissé dans le blastocœle *b* (fig. 9). On obtient ainsi une gastrula d'un type spécial dont le mode de formation est mixte entre la gastrula embolique et la gastrula épibolique ; à ce stade, la cavité de segmentation ne renferme que deux grosses cellules : les initiales endodermiques.

De ces deux cellules, la plus profonde se divise d'abord en deux, le fuseau de division étant perpendiculaire au futur axe

longitudinal de l'embryon, puis la plus proche du blastopore se divise à son tour et, ainsi de suite, chacune des initiales donnant une moitié de l'endoderme.

On obtient finalement un endoderme formé par quatre rangées longitudinales de cellules : ces cellules ont un contenu

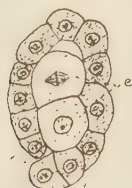


FIG. 10.



FIG. 11.



FIG. 12.



FIG. 13.

granuleux, avec un noyau arrondi composé d'un nucléole sphérique et de quelques granulations chromatiques.

Le mésoderme naît aux dépens de deux cellules différenciées dans les cellules superficielles. Ces deux cellules sont placées



FIG. 14.

au bord du blastopore. Sur les coupes elles se distinguent des autres cellules par leur aspect un peu plus volumineux et plus arrondi que les autres éléments. Ces deux cellules *m* (fig. 14), pénètrent à leur tour dans la cavité de segmentation par un processus identique à celui suivi par les initiales endodermiques.

Leur ensemble s'incline légèrement et elles glissent obliquement l'une à la suite de l'autre, elles pénètrent ainsi dans la



FIG. 15.

cavité et les lèvres du blastopore se rejoignent au-dessus. Chacune de ces initiales va donner naissance à une bande mésodermique. On voit les deux massifs mésodermiques *m*, en coupe transversale dans la figure 15. Ces bandes se développent en allant de la région avoisinant le blas-

topore vers l'extrémité postérieure.

Elles sont, et c'est un fait général chez tous les Nématodes, disposées ventralement. Elles restent un certain temps sous

forme de deux bandes, puis elles se joignent sur la face ventrale comme on le voit figure 16 et, beaucoup plus tard, sur la face dorsale.



FIG. 16.

A ce stade, les trois feuillets de l'embryon sont différenciés. Les feuillets internes résultent du glissement successif d'initiales différenciées dans la blastula.

2° *Spiroptera microstoma*.

Cette espèce est vivipare. Elle vit en très grande quantité dans l'intestin du cheval où on la recueille facilement, surtout pendant les mois d'été. Les œufs sont accumulés en très grand nombre dans l'utérus. Leur forme est très allongée, arrondie aux deux extrémités. Ils sont pourvus d'une coque extrême-



FIG. 17.



FIG. 18.

ment mince ; tellement mince que pendant longtemps j'ai cru qu'elle n'existait pas. En réalité, elle n'est apparente que sur des coupes de stades voisins de celui de la fécondation et surtout dans la région où se trouve le premier globule polaire. Les œufs sont à des stades de plus en plus avancés, au fur et à mesure que l'on s'éloigne du fond de l'utérus ; cela permet d'avoir sur des coupes toute la série des différents stades du développement.

J'ai représenté dans la figure 17 un stade correspondant à la fusion des deux pronuclei et, dans la figure 18, une double plaque équatoriale indiquant la formation des noyaux des deux premiers blastomères.

On voit (fig. 18), à l'une des extrémités de l'œuf un globule polaire, je n'ai jamais réussi à en voir un second.

Les noyaux des deux premiers blastomères sont très inégaux; le plus petit, de forme sphérique se porte au pôle opposé au globule polaire; le plus grand pyriforme se porte ensuite vers l'autre pôle.

Une séparation se produit alors dans le protoplasma de l'œuf: une petite portion se rassemble autour du plus petit noyau, tandis que le reste se rassemble autour du grand noyau. On a

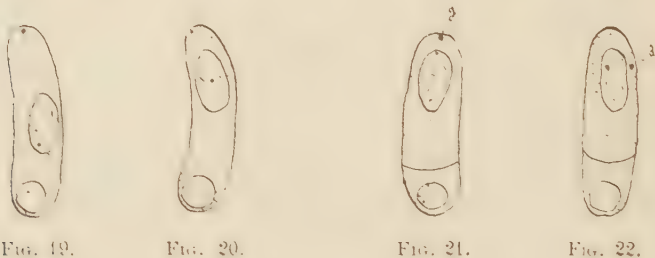


FIG. 19.

FIG. 20.

FIG. 21.

FIG. 22.

alors un stade à deux blastomères (fig. 21, 22) dans lequel un des blastomères est près de trois fois plus volumineux que l'autre; le volume de ces éléments est en rapport avec celui de leurs noyaux. Quant au globule polaire qui se trouvait à une extrémité de l'œuf, il se déplace et vient se placer un peu en dessous de cette extrémité.

Aux stades représentés dans les figures 19 et 20, les deux noyaux sont complètement formés, le protoplasme est régulièrement de même densité dans tous ses points. Puis, le noyau compact, destiné à l'extrémité portant le globule polaire se dirige vers cette extrémité et ce n'est qu'une fois qu'il a sa position définitive, que la chromatine de l'un et de l'autre noyau est dans un état diffus indiquant un stade de repos, que les deux blastomères deviennent distincts. Ils le deviennent graduellement et la ligne de séparation est de plus en plus nette: c'est une ligne claire, bien tranchée et résultant d'une séparation du protoplasme en deux masses distinctes. Ce n'est point comme dans

le Sclérostome où, par suite de leur forme sphérique, les blastomères ne sont plus en contact que par une faible portion de leur surface. Ici l'union est aussi intime que possible et la surface de contact qui est en même temps la limite de séparation des blastomères est aussi grande que possible.

Cet état ne persiste pas très longtemps. On ne tarde pas à voir la substance chromatique du plus gros noyau (fig. 23, *a*) se rassembler en granules arrondis, la membrane nucléaire disparaître et la chromatique se disposer en une plaque équatoriale. Pendant ce temps la séparation des blastomères s'atténue et finit par disparaître complètement. La substance nucléaire du petit noyau se rassemble en granules (fig. 23, *b*) qui ne tardent pas à former une plaque équatoriale. On a alors un œuf composé d'une masse protoplasmique dans laquelle on remarque deux plaques équatoriales (fig. 23, *c*). Le globule polaire, pendant ce temps, s'est divisé en deux comme le montrent les figures 23, *c* et *b*. De la division des plaques équatoriales résultent quatre noyaux qui se portent à la périphérie de l'œuf et y marquent la place de quatre blastomères

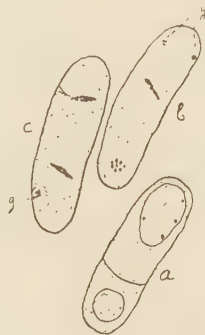


FIG. 23.



FIG. 24.



FIG. 25.



FIG. 26.

dont les limites ne deviennent bien visibles qu'ultérieurement. Toute cette segmentation s'accompagne de phénomènes de fusion sur lesquels je reviendrai dans un instant.

A partir du stade quatre (fig. 25), la segmentation se poursuit

régulièrement pour aboutir à un stade représenté (fig. 26.) Ce stade, qui est vu en coupe longitudinale, montre un amas cellulaire dont les éléments sont de toute part accolés. La signification de ce stade ne peut être connue que par l'étude des stades ultérieurs qui permettent de l'homologuer à un stade du développement des autres Nématodes. Les divers blastomères se multiplient activement et on arrive à un stade ayant extérieurement le même aspect que le précédent, mais composé d'un plus grand nombre de cellules. Ce stade, représenté en coupe transversale (fig. 27),

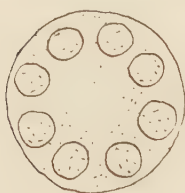


FIG. 27.

à la périphérie. Ces éléments sont disposés en files sur les génératrices d'un cylindre comme on le voit sur la figure 28. Dans cette figure on remarque que, vers le haut, une des cellules de la file de gauche s'enfonce en profondeur. En même temps les files de cellules s'écartent légèrement pour délimiter

un espace dans lequel la cellule invaginée se place. Cette pénétration d'une cellule superficielle en profondeur se retrouve dans la coupe transversale (fig. 29). Dans la figure 30 on voit la cellule invaginée en place au centre d'un espace délimité par les cellules superficielles.

Le stade représenté (fig. 26) et dont le stade (fig. 27) n'est que l'exagération par suite d'une multiplication active des cellules, doit être envisagé comme une blastula homogène à cavité de segmentation virtuelle, ou tout au moins réduite à la limite de contact des blastomères. C'est une sterroblastula.

Quant à la cellule qui s'invagine (fig. 28 et 29), elle s'enfonce en un point qui, par sa position, rappelle tout à fait le blastopore des autres Nématodes, blastopore qui, d'ailleurs, ne tarde pas à se fermer. La cavité résultant de l'écartement des files longitudinales de cellules est la cavité de segmentation. La cellule invaginée va être l'initiale de l'endoderme et très probablement aussi du mésoderme, car je n'ai jamais constaté d'autre pénétration de cellules. Cette cellule se multiplie.

Les cellules de l'endoderme se disposent en files longitudinales et l'ouverture buccale se forme à l'extrémité de l'embryon la plus proche du blastopore.

A partir de ce stade l'exiguïté des éléments est telle qu'il est impossible de suivre le détail de leur segmentation. Il y a là

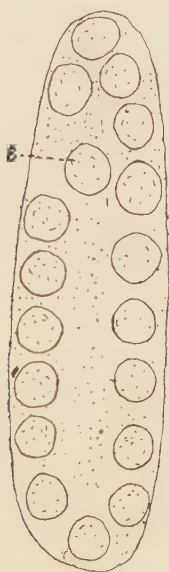


FIG. 28.

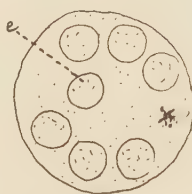


FIG. 29.

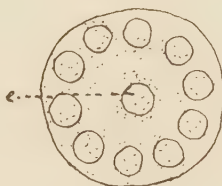


FIG. 30.

une lacune à laquelle l'examen de stades plus avancés permet de suppléer. On rencontre, en effet, à ces stades, des embryons de forme allongée renfermant un endoderme cylindrique et, entre cet endoderme et l'ectoderme extérieur, une couche d'autres cellules correspondant à la double bande mésodermique ventrale si générale chez tous les embryons de Nématodes. L'extrémité antérieure est percée d'un petit orifice qui est l'ouverture buccale. C'est là une forme embryonnaire commune à tous les Nématodes; il est donc permis de supposer que, à la suite des stades que j'ai observés, la cellule invaginée se segmente à la façon des initiales méso-endodermiques de

la cavité de segmentation des autres Nématodes pour donner des formations identiques.

J'ai exposé plus haut des phénomènes de fusion sur lesquels il est intéressant de revenir. Hallez, chez l'*Ascaris megalocephala*, a déjà signalé sous le nom de phases de fusionnement apparent, des phases de développement dans lesquelles la limite de contact des blastomères cesse d'être distincte. C'est ce que l'on retrouve dans le développement du Spiroptère à partir du stade quatre. Toutefois cet auteur admet que cette phase correspond à un temps de repos. Les conclusions s'appliquent au type qu'il a étudié, l'*Ascaris megalocephala* : elles s'appliquent également au Rhabditis, comme je l'ai constaté. Mais dans le cas du Spiroptère, les trois temps de segmentation que l'auteur admet avec Broocks ne correspondent pas à ce que l'on voit pour la formation du stade quatre. Là, au contraire, c'est au temps de repos que la séparation des blastomères devient distincte. La formation de ce stade montre en effet :

1° Une masse protoplasmique continue au sein de laquelle deux noyaux se divisent en quatre ;

2° Chacun de ces quatre noyaux vient prendre la place qu'il doit occuper ;

Cet ensemble représente une période d'activité, la séparation est indistincte.

3° Les noyaux montrant une chromatine à l'état de repos, la séparation des blastomères s'effectue.

Un fait sur lequel je tiens à attirer l'attention et qui n'a point encore été signalé, c'est l'évolution des deux premiers blastomères. Il semble, *a priori*, que l'on soit en présence d'une segmentation totale et inégale et que le reste du développement doive se ressentir de ce caractère. Or, il n'en est rien : la formation du stade quatre donne quatre blastomères sensiblement égaux. Il y a donc eu, entre les deux premiers, une fusion non pas seulement apparente, comme dans le cas signalé par Hallez, mais réelle. Les noyaux auxquels étaient rattachés des masses protoplasmiques en rapport avec leurs

dimensions ont donné naissance à quatre noyaux qui, eux, sont sensiblement égaux. Il y a lieu tout d'abord de noter le rapport entre les dimensions de ces deux premiers blastomères. De très bonne heure, les noyaux sont complètement formés et ont une membrane nucléaire. Ils viennent ensuite occuper leur position définitive et c'est alors seulement qu'ils agissent sur le protoplasma ambiant pour déterminer la formation de deux blastomères de volumes très inégaux. On trouve chez des Rhabditis un stade deux où les blastomères sont très légèrement inégaux. Haliez n'y attache aucune importance et attribue ce fait simplement à ce que le blastomère le plus volumineux est en même temps celui qui se divisera le premier et qu'une cellule, sur le point de se diviser, est toujours plus gonflée qu'à l'état de repos. Chez le Spiroptère, c'est bien, en effet, la plus grosse cellule qui se divise la première comme le montre la figure 23a; mais, outre que les dimensions des deux blastomères sont trop différentes pour que cette interprétation soit possible, la figure 24 montre que, avant même que le noyau du petit blastomère soit à la position de repos, celui de l'autre a déjà ses dimensions, lesquelles déterminent ultérieurement celles des blastomères.

Un second point intéressant, c'est la régularisation des dimensions des blastomères au cours de la segmentation consécutive au stade quatre. On voit, en effet, à la suite de la division des deux premiers blastomères, division précédée d'une fusion, les quatre éléments qui en résultent avoir des dimensions sensiblement égales. Quelle est la signification de cette fusion des blastomères? Je n'insisterai pas sur le cas de la fusion apparente quoique, à vrai dire, rien ne permette d'affirmer qu'elle soit rigoureusement qu'apparente. L'étude de l'œuf de Spiroptère à partir du stade quatre montre au contraire sur les coupes que, lors des stades de fusion, il ne persiste absolument aucune limite entre les blastomères. Je suis plutôt porté à les considérer comme les équivalents des stades de fusion réelle si nets dans la formation du stade quatre. Le

résultat de cette fusion réelle doit être une répartition du cytoplasme formatif en rapport avec la segmentation régulière qui fait suite.

Filaria ranæ esculentæ.

J'ai récolté cette espèce en grande quantité pendant l'hiver 1901 dans des grenouilles vertes. Le sang était complètement infesté d'embryons et dans la cavité générale, vers la région de l'épaule, on trouvait les adultes mâle et femelle ordinairement au nombre de deux seulement,

La segmentation est totale et aboutit à une blastula représentée en coupe (fig. 31). La cavité de segmentation apparaît



FIG. 31.



FIG. 32.



FIG. 33.

sous la forme d'une étroite lumière. C'est donc une cœloblastula. Les éléments en sont moins étroitement unis que dans la blastula de Spiroptère. Un des blastomères qui ne tarde pas à se distinguer par une taille plus grande tend à pénétrer dans le blastocœle ; en même temps les autres éléments présentent un aspect fusionné bien visible dans la figure 32. Ces éléments se multiplient activement en s'appliquant étroitement sur l'élément invaginé. J'ai représenté (fig. 33) un stade où la gastrulation n'est point encore complète. Le nombre des éléments mis à part ce stade est identique à celui que l'on retrouve dans la gastrulation du *Cucullanus elegans*. Ce petit nombre des cellules résulte chez notre Filaire d'une accélération embryologique. La cellule invaginée représente l'initiale méso-endodermique. Le point par où elle s'enfonce représente

le blastopore qui ne tarde pas à se fermer, et on a alors un stade représenté figure 34 où l'on voit cette initiale entourée de toute part par les autres éléments qui continuent à s'appli-

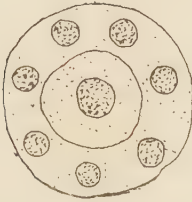


FIG. 34.



FIG. 35.

quer étroitement contre elle. Cette cellule, de même que celles de l'ectoderme, se multiplient activement et l'œuf présente, en coupe longitudinale, l'aspect que j'ai représenté dans la figure 35, où l'endoderme et le mésoderme sont différenciés.

4° *Cucullanus elegans*

Étudiée par Butschli en 1876, cette espèce a fait le sujet de la première monographie importante que nous possédions sur le développement des Nématodes; ce type qui n'a plus été réétudié depuis lors au point de vue qui nous occupe, est demeuré comme un exemple classique d'embryologie des Nématodes et il n'y pas de traité général qui, aujourd'hui encore, ne le présente comme tel.

Cependant divers auteurs, Roule, Jammes, etc., ont été frappés de ce fait que le développement du *Cucullanus* diffère complètement de celui des autres Nématodes que l'on a étudiés au point de vue embryogénique et ils ont en particulier attiré l'attention sur les caractères si spéciaux que présente la gastrula de *Cucullanus*, telle qu'elle a été décrite par Butschli.

Il convient de noter ici que le savant allemand n'a employé

qu'une seule méthode, celle de l'observation directe des œufs en voie de segmentation et j'ai déjà eu l'occasion de dire combien cette méthode comporte de causes d'erreur.

Il était dès lors permis de se demander si les divergences signalées par les auteurs entre le *Cucullanus* et les autres Nématodes n'étaient pas dues à une erreur d'interprétation de Butschli, et j'ai été ainsi conduit à reprendre l'étude d'un type que je devais, jusqu'à plus ample informé, considérer comme aberrant.

Contrairement à mon attente, de nombreuses *Perca fluviatilis* que j'ai examinées, sur la foi des auteurs qui signalent cette espèce comme l'hôte ordinaire du *Cucullanus*, ne m'ont fourni qu'un nombre relativement restreint d'échantillons de ce parasite. J'ai pu constater par contre que le *Cucullanus*



FIG. 36.



FIG. 37.

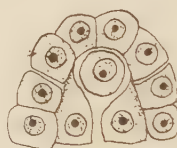


FIG. 38.

elegans était extrêmement abondant dans l'intestin postérieur des *Acerina cernua* Cuv. provenant de la Saône.

Les œufs de *Cucullanus elegans* sont accumulés en très grand nombre dans l'utérus. Leur segmentation s'y fait très rapidement. L'éclosion a lieu dans l'utérus et les embryons paraissent pouvoir y vivre un temps assez long. L'œuf a une paroi très mince. Il est extrêmement transparent, ce qui en rend l'observation directe fort difficile.

La segmentation est totale : elle aboutit à une masse cellulaire pleine (fig. 36) qui n'est autre chose qu'une blastula à cavité de segmentation virtuelle. Cette blastula ne tarde pas à s'aplatir sur une de ses faces : les cellules de la face bombée débordant celles de la face aplatie.

Ces dernières, au nombre de trois (fig. 37) représentent les initiales mésoendodermiques.

La fente blastocœlienne devient de plus en plus apparente. La face bombée s'incurve de plus en plus, le massif mésoendodermique s'enfonce et on arrive à un stade représenté en coupe par la figure 38 et qui a l'aspect d'une gastrula embolique. Puis les cellules superficielles continuent à se multiplier, enveloppent complètement le massif interne (fig. 39) et finissent par constituer un manchon dont la paroi s'accroît



FIG. 39.



FIG. 40.



FIG. 41.

très rapidement et dans lequel sont plongées les initiales mésoendodermiques. C'est ce que l'on voit dans les figures successives 39 et 40.

La gastrulation que nous verrons n'est point une véritable gastrulation embolique : les initiales mésoendodermiques ne se multiplient pas en s'invaginant : ce sont les cellules ectodermiques qui se multiplient pour arriver à les envelopper. Cette multiplication se poursuit très activement. Le résultat est une lame (fig. 42) à deux couches de cellules entre lesquelles quelques éléments représentent les initiales mésoendodermiques dont le développement est beaucoup plus tardif.

L'aspect général de cette lame est très variable ; tantôt rectiligne comme dans la figure 42, elle peut s'incurver plus ou moins et reproduire ainsi les divers aspects décrits par Butschli, et figurés par lui ; il a cru, en voyant ces différentes

formes, assister à la formation d'une gastrula. Roule avait déjà élevé quelques doutes sur la justesse de cette interprétation et suggéré que la prétendue gastrula pouvait bien n'être qu'un embryon recourbé. Il me paraît plus naturel d'admettre que Butschli a considéré comme gastrula une lame semblable à celle dont j'ai figuré la coupe (fig. 42), mais plus ou moins incurvée.



FIG. 42.

Comme on le voit, les résultats exposés ci-dessus sont très différents de ceux qu'a obtenus Butschli. La gastrulation existe avec un caractère embolique bien net, mais elle se rencontre à un stade de la segmentation bien moins avancé que celui où Butschli l'a décrite. Il n'y a pas d'archentéron communiquant avec l'extérieur par le blastopore, il y a simplement pénétration par cet orifice d'initiales mésoendodermiques. Le blastopore ne correspond point à l'ouverture buccale, il se ferme de très bonne heure et cette ouverture se forme probablement comme chez tous les Nématodes à l'extrémité antérieure. Enfin Butschli a considéré comme mésoderme des proliférations ectodermiques antérieures qui, ainsi qu'on le verra dans l'organogenèse des Nématodes, sont les origines de l'intestin antérieur.

5° *Strongylus rufescens*.

Le développement embryonnaire des Strongles a déjà été étudié par divers auteurs dont les résultats sont assez concordants.

Wandolleck (1892), puis Spemann (1895) ont reconnu chez le *Strongylus paradoxus* une gastrulation épibolique analogue à celle que Götte (1882) a décrite chez le *Rhabditis nigrovirens*. Mes recherches sur le *Strongylus rufescens* m'ont montré que son développement embryonnaire ne différerait pas sensiblement de celui du *Strongylus paradoxus*. Toutefois, au

début, la cavité de segmentation est un peu plus développée (fig. 44).

Dans la figure 45, on voit les initiales endodermiques et mésodermiques en place.

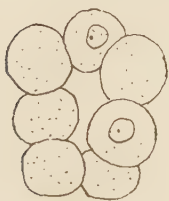


FIG. 43.

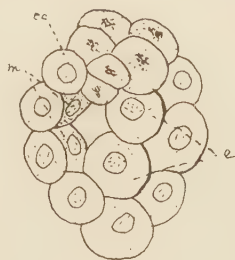


FIG. 44.

On constate en outre, surtout dans la région supérieure, la prolifération très active des éléments de l'ectoderme, prolifération qui aboutit à la fermeture du blastopore. A ce stade, les feuilletts sont nettement différenciés.

6° *Rhabditis* sp.

L'embryologie d'espèces du genre *Rhabditis* a déjà été étudiée par divers auteurs. Orley (1880) seul admet la formation d'une planula par délamination. Götte et Hallez (1900) sont d'accord pour reconnaître une gastrulation épibolique. Götte a étudié le *Rhabditis nigrovenosa* et Hallez le *Rhabditis aceti*. Tous deux ont reconnu une différenciation très hâtive de groupes d'initiales représentant les divers feuilletts. Mes recherches ont porté sur un *Rhabditis* terrestre et j'ai pu m'assurer que la segmentation ne s'écartait pas sensiblement de celles qu'ont décrites ces auteurs.

Elle est identique à celle observée par Hallez chez l'Anguille du vinaigre. J'ai représenté (fig. 45) un stade montrant

l'état des feuilletts quelque temps après la fermeture du blastopore.

Avant la fusion des pronucléi, on observe souvent certains mouvements protoplasmiques des plus curieux déjà constatés par Hallez.

Ces mouvements, suivant les conditions, ont une plus ou



FIG. 45.

moins grande importance. Ils aboutissent à la formation de pseudopodes parfois très volumineux et qui contiennent moins de vitellus que le reste de l'œuf. Quelquefois même, il se forme un gros pseudopode unique où presque tout le protoplasma pur paraît être accumulé. Ce pseudopode se détache même pendant un certain temps du reste de l'œuf, et l'ensemble donne alors extérieurement l'im-

pression d'un stade à deux blastomères. Puis ce pseudopode diminue de volume graduellement et la fusion des pronucléi se produit. Au cours de ce phénomène, qui n'est point général d'ailleurs, il n'y a aucune émission de globule polaire.

7° *Ascaris megalocephala*.

L'embryologie de cette espèce est aujourd'hui bien connue, grâce aux recherches de Hallez, que sont venues confirmer, dans leurs grandes lignes, celles de Boveri (1893), Strassen (1896) et Zoja (1896).

Tous sont d'accord pour reconnaître une gastrulation très légèrement embolique ayant pour résultat la pénétration de groupes d'initiales dans la cavité de segmentation.

En raison des nombreux travaux dont cette espèce a été l'objet, j'ai cru inutile d'en approfondir beaucoup l'étude. Néanmoins, il était intéressant de s'assurer du mode de segmentation et de formation des feuilletts, en raison des discor-

dances importantes dans les descriptions des auteurs qui ont étudié une espèce voisine, l'*Ascaris lumbricoïdes*, et qui, d'après Hallez, a une segmentation identique à celle de l'*Ascaris megalocephala*.

Mes recherches confirment celles de Zoja, qui est arrivé à des résultats identiques à ceux d'Hallez sur l'*Ascaris lumbricoïdes*, résultats en opposition formelle avec ceux de Jammes.

Je reviendrai sur cette question dans le chapitre suivant.

La segmentation donne une blastula à cavité de segmentation bien développée. Deux des blastomères se distinguent toujours par une plus grande taille, ces deux blastomères se divisent pour en donner quatre gros plus riches en vitellus que

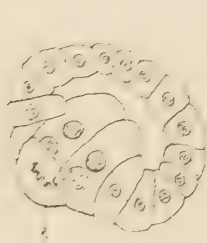


FIG. 46

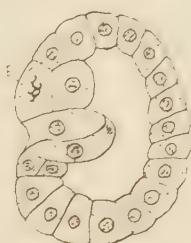


FIG. 47

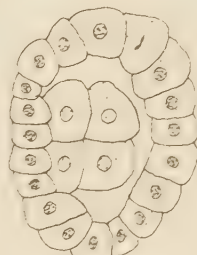


FIG. 48.

tous les autres. Ces derniers, se multiplient très activement, de façon à envelopper les gros blastomères qui, eux, pendant ce temps, proéminent de plus en plus dans le blastocœle. J'ai représenté ces stades dans les figures 46, 47 et 48. Dans les figures 46 et 47, on voit les gros blastomères proéminer de plus en plus dans cette cavité et dans la figure 48 ils y sont complètement renfermés.

Ces gros éléments sont les initiales endodermiques. Quant au mésoderme, il provient d'initiales différenciées en même temps dans la blastula et qui pénètrent à leur tour dans le blastocœle. Il en est de même pour l'initiale génitale *g.* mais celle-ci reste un certain temps encore à la surface et recouvre le blastopore comme on le voit dans la figure 47. Ce dernier fait n'a

point été vu par tous les auteurs qui se sont occupés de ce développement, tous ont admis l'englobement simultané des initiales endodermiques, mésodermiques et génitales. Seul, R. Zoja a constaté que la véritable initiale génitale ne pénétrait que secondairement dans la cavité de segmentation. Je suis, sur ce point, entièrement d'accord avec Zoja : dans la figure 46 on voit l'initiale génitale placée sur le bord du blastopore et dans la figure 47 on la voit le recouvrant, elle est alors en voie de segmentation. J'ai pu la suivre ultérieurement et m'assurer que les deux cellules qui en résultent viennent se placer entre l'endoderme et le mésoderme, où elles restent très longtemps dans cet état sans se segmenter.

Ce n'est que plus tard, dans l'embryon, qu'elles se multiplient pour former l'appareil de reproduction.

CHAPITRE VI

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES SUR LA FORMATION DES FEUILLETS CHEZ LES NÉMATODES

L'étude de la segmentation de l'œuf des Nématodes a conduit les auteurs à deux conceptions opposées. Les uns admettent que les trois feuillets s'établissent par délamination : les divers feuillets n'apparaissent que très tardivement et se délaminent dans une masse cellulaire pleine. Cette manière de voir a été soutenue par O. Galeb, Orley et Jammes. Galeb a décrit la délamination du feuillet ectodermique, mais il est loin d'être aussi explicite en ce qui concerne les deux autres feuillets. Orley a suivi le développement de l'œuf du *Rhabditis aceti* : il y décrit la délamination de deux couches aux dépens d'une morula pleine. Jammes a étudié l'*Oxyuris longicollis*, Schn., et l'*Ascaris lumbricoïdes*, Linn. Pour cet auteur la segmentation aboutit à une morula pleine composée de trente à quarante éléments environ. Cette morula devient cylindro-conique : l'extrémité élargie deviendra la région buccale ; l'extrémité amincie, la région caudale. Ce corps est une planula dans laquelle une assise superficielle de cellules cubiques représente l'ectoderme. Le reste de la masse subit un clivage circulaire qui la divise en deux parties : l'une centrale cylindrique, pleine, qui est l'endoderme et formera le tube digestif ; l'autre tubulaire contenant à son intérieur le cylindre cellulaire central représente le mésoderme qui se détachant de plus en plus de l'endoderme vient s'appliquer contre la face interne de l'ectoderme.

Pour d'autres auteurs, la segmentation se fait toujours par gastrulation, cette gastrulation est plus ou moins épibolique selon les types considérés. Hallez, qui a étudié le développement du *Rhabditis aceti* est arrivé à des résultats tout à fait opposés à ceux de Orley. Pour lui, la segmentation chez cette espèce aboutit à une blastula dont la cavité de segmentation est réduite à une simple fente. Par suite d'un processus de gastrulation épibolique, les initiales mésodermiques et génitales qui se sont différenciées dans cette blastula sont graduellement enveloppées par l'ectoderme. C'est là un développement du *Rhabditis aceti* identique dans ses grandes lignes à celui décrit par Götte chez le *Rhabditis nigrovenosa*. Il est identique à celui que j'ai constaté chez un *Rhabditis* terrestre et conforme à celui d'un grand nombre de Nématodes. Les résultats obtenus par Hallez, Götte et moi-même portent à croire que, par suite de son extrême réduction, la cavité de segmentation a échappé à Orley et qu'il a été conduit ainsi à considérer comme une morula ce qui était en réalité une sterroblastula.

Hallez a étudié aussi les deux espèces examinées par Jammes et ses résultats sont absolument différents de ceux obtenus par cet auteur. Pour lui la segmentation chez l'*Ascaris lumbricoïdes* est identique à celle de l'*Ascaris megalocephala* : la segmentation aboutit à une blastula où des initiales méso et endodermiques s'invaginent dans la cavité de segmentation et donnent naissance aux deux feuilletts germinatifs internes. Le développement de l'*Oryuris longicollis* se rapproche plutôt de celui du *Rhabditis aceti* : la pénétration des initiales se fait par un mécanisme franchement épibolique.

Quoi qu'il en soit dans les deux cas, à un stade blastula succède une gastrulation qui a pour résultat la pénétration d'initiales dans la cavité de segmentation. Les résultats obtenus par Hallez et Jammes sur deux mêmes espèces sont donc absolument discordants. Jammes déclare que la notion d'initiales disparaît d'elle-même, mais il n'a pas fait de numérotage de blastomères et son opinion est surtout basée sur ce fait qu'aucun caractère

tombant sous les sens ne montre que tel élément soit plutôt que tel autre prédisposé à fournir seul l'un quelconque des feuillets. L'étude de la segmentation le conduit à affirmer l'homogénéité du corps embryonnaire et sa disposition essentiellement planulaire. Cependant l'examen détaillé de ses figures ne conduit point absolument à cette constatation. Que l'on se reporte en effet aux figures 7 et 9 de sa planche X. La figure 7 représente une section longitudinale d'œuf d'*Ascaris lumbricoïdes* : on y distingue huit cellules étroitement accolées et au centre un petit espace sombre. Cet espace dans la figure 9 représentant une section transversale d'un même œuf apparaît nettement comme une lumière limitée par cinq cellules disposées symétriquement. L'auteur n'a pas donné de semblables figures pour l'*Oxyuris longicollis* quoiqu'il affirme l'identité du développement de cette espèce avec celui de l'*Ascaris lumbricoïdes*. Cela tient sans doute à ce que la cavité de segmentation étant chez cet Oxyure extrêmement réduite, comme l'a constaté Haliez, l'auteur ne l'a point aperçue. Or, c'est une figure analogue à la figure 9 de Jammes que j'ai représentée (fig. 31), comme étant une blastula de *Filaria ranæ esculentæ* et c'est une figure analogue que donnent des sections transversales de blastula dans les diverses espèces que j'ai étudiées ainsi que dans toutes celles étudiées par la plupart des auteurs, la lumière seule varie de dimensions suivant les types considérés. Il semble bien que ce soit là une coupe transversale de blastula et que Jammes ait considéré comme un espace intercellulaire, ce qui est en réalité la cavité de segmentation réduite à une simple fente. Cette interprétation, jointe à l'examen de l'évolution des divers blastomères, eût peut-être conduit cet auteur à une conception différente de l'embryologie des Nématodes : on ne saisisait point, en effet, comment on peut passer de cette figure 9 à la figure 1 de la planche XI; en un mot, comment les divers blastomères viennent occuper les positions respectives où ils donneront naissance aux différents feuillets. Là où Jammes voit une simple morula, Haliez est conduit, en suivant les blasto-

mères un à un, à voir un processus de gastrulation plus ou moins épibolique selon les espèces.

Les résultats obtenus par cet auteur concordent avec ceux de la plupart des embryologistes qui ont étudié le développement des Nématodes et mes recherches en contrôlent la parfaite exactitude. Le processus par délamination n'a été décrit avec quelques détails que par Jammes et cela chez deux espèces seulement. Cet auteur a étendu ses conclusions à tout l'ensemble des Nématodes. Par suite des raisons que j'ai exposées ci-dessus, par suite de la contradiction absolue existant entre les résultats obtenus par Jammes et par Hallez sur ces deux mêmes espèces et enfin, par suite de la concordance des résultats de ce dernier auteur avec ceux que la plupart des embryologistes et moi-même avons constaté dans le développement d'un grand nombre de Nématodes, je ne crois pas qu'il faille admettre, tout au moins pour les espèces étudiées jusqu'à ce jour, l'existence d'un processus par délamination.

Mes recherches montrent que le stade blastula est très général chez les Nématodes. Cette blastula a une cavité de segmentation plus ou moins réduite, parfois même virtuelle comme dans le *Spiroptera microstoma*. A cette blastula fait suite une gastrula qui paraît être d'autant plus épibolique que le Nématode étudié possède une vie libre de plus ou moins longue durée. C'est ainsi que chez les formes libres (Rhabditis), la gastrulation est très franchement épibolique, chez les formes où l'embryon a une vie libre momentanée par suite de migrations (Strongles), l'épibolique existe encore, elle se réduit chez celles où les migrations sont moins importantes (Sclérostomes) et tend à l'embolie chez les formes sans vie libre, telles que l'*Ascaris megalocephala* et les Spiroptères. Cette gastrulation, d'une façon générale, peut se ramener à un glissement d'initiales dans la cavité de segmentation. Ces initiales sont en nombre variable suivant les espèces; ce nombre est lié à la rapidité plus ou moins grande de la gastrulation. Une seule initiale, comme je l'ai montré, donne chez les Filaridés tout le

contenu de la cavité de segmentation. Ces initiales sont au nombre de trois chez le *Cucullanus elegans*. Elles sont au nombre de quatre chez le *Sclerostomum equinum* et deviennent de plus en plus nombreuses chez les espèces à gastrulation plus épibolique. Ces initiales sont de trois sortes : des initiales endodermiques, mésodermiques et génitales. Leur arrivée définitive dans la cavité de segmentation se fait dans l'ordre de leur énumération ci-dessus. J'ai exposé dans l'historique, en tête de ce travail, les résultats obtenus par les divers auteurs au sujet de l'époque de leur différenciation. Tous ces résultats montrent qu'elle remonte aux premiers stades de la segmentation. Dès ces premiers stades les divers blastomères ont une prédestination bien nette ; nous verrons plus tard que des faits de tératogénèse expérimentale viennent à l'appui de cette hypothèse.

L'initiale génitale se différencie de très bonne heure ; c'est là un fait bien établi par les recherches de Hallez, Boveri, Spemans, etc. ; néanmoins, son apparition peut avoir lieu soit dans la blastula (*Ascaris*), soit seulement dans la gastrula (*Sclérostome*) ; cela dépend de la condensation du développement. Mes recherches viennent à l'appui de celles de Zoja pour montrer que chez l'*Ascaris megalocephala*, elles ne pénètrent que tardivement dans la cavité de segmentation.

CHAPITRE VII

PAROIS DU CORPS

La paroi limitant antérieurement la cavité générale est constituée par deux couches de tissus : la couche musculaire et l'ectoderme, ce dernier sécrétant une cuticule chitineuse.

La couche musculaire résulte de la différenciation d'éléments mésodermiques. Ces éléments, étroitement appliqués contre l'ectoderme, grossissent d'une façon parfois considérable et tendent de plus en plus à proéminer dans la cavité générale. La portion qui touche l'ectoderme subit une différenciation musculaire, qui chez certains types (Platymiaires), reste limitée à la région de contact et, chez d'autres (Céloomyaires), s'étend aux parois latérales des éléments. Cette différenciation est plus ou moins importante selon les espèces. Schneider, en établissant sa classification des Nématodes sur des caractères myologiques, a été trop loin ; les faits n'ont point tardé à montrer que ces caractères n'étaient point absolus et que certains types pouvaient être classés soit dans l'un, soit dans l'autre des groupes qu'il avait établis suivant la région de leur corps que l'on considérait. Il n'en est pas moins vrai que les expressions créées par lui pour la myologie des Nématodes sont susceptibles de rendre encore bien des services dans la détermination.

L'évolution des muscles paraît être en rapport avec le genre de vie du Nématode. C'est ainsi que, chez les types platymiaires, la dégénérescence de la cellule musculaire est souvent très précoce et commence dès la vie embryonnaire. Or, ces types

sont généralement peu mobiles, se fixant par l'extrémité antérieure à la muqueuse du tube digestif et n'étant susceptibles que de mouvements restreints.

Les formes coelomyaires conservent très longtemps leurs éléments musculaires intacts sans la moindre trace de dégénérescence. Ces formes ont en effet d'ordinaire une vie plus active et se déplacent beaucoup plus. Chez certaines d'entre elles la différenciation en élément musculaire est très importante et ce n'est qu'une faible partie de la cellule qui ne la subit pas (*Spiroptera*, *Heterakis*). Cette différenciation se fait graduellement en commençant par la base de la cellule. En même temps, la portion protoplasmique proémine dans le coelome. Il arrive même qu'elle déborde, et arrive à se fusionner avec le protoplasme des éléments voisins.

L'ectoderme subit une dégénérescence souvent précoce. Chez le *Cucullanus elegans* il subit de très bonne heure une vacuolisation ayant pour résultat le rejet du noyau dans un coin de la cellule, puis finalement la disparition complète du contenu cellulaire. Sans pouvoir affirmer que tous les éléments ectodermiques subissent cette modification, il n'en est pas moins vrai qu'elle atteint la plupart des éléments superficiels. Chez certains types, tels que *Strongylus rufescens*, à une atrophie précoce de l'ectoderme succède un stade où les limites entre les deux feuillets cessent complètement d'être appréciables. Il n'y a que chez les formes de grande taille, telles que l'*Ascaris megalocephala* et le *Sclerostomum equinum* que l'on retrouve chez l'adulte un ectoderme suffisamment différencié. Ce feuillet se présente alors, sous un aspect fibrillaire, très granuleux dans la région voisine des champs latéraux. J'ai représenté (fig. 62), une portion de ce feuillet chez le *Sclerostomum equinum*. On y voit des noyaux de deux sortes ; de gros noyaux à contenu homogène, et des granules arrondies, qui me paraissent être des nucléoles, résultant de dégénérescence ; je ne puis toutefois pas en préciser rigoureusement l'origine. Je rappellerai que ce tissu ectodermique fibrillaire

a été l'objet de recherches nombreuses, faites en vue d'y déceler les éléments d'un système nerveux. Il semble en résulter aujourd'hui que ce système nerveux n'y existe pas à l'état de nerfs nettement différenciés, comme l'ont décrit divers auteurs, mais qu'il y a dans l'ensemble une structure neuro, épithéliale.

Au-dessus de l'ectoderme s'étend une cuticule d'épaisseur variable. Cette cuticule est formée d'une chitine qui diffère de celle des Arthropodes par une élasticité beaucoup plus grande. La structure de cette cuticule a été l'objet de nombreuses recherches, et la question est encore controversée, de savoir si elle contient des canalicules ou n'en contient pas. Elle présente un nombre de couches variables, suivant les espèces.

La chitine des Nématodes n'est point d'une imperméabilité absolue ; à travers elle, peuvent se produire des échanges osmotiques dont la constatation est des plus faciles. On prend un individu d'*Ascaris megalocephala* dont on coupe un tronçon entre le pore excréteur ou le pore génital et l'anus. On vide ce tube en arrachant son contenu ; tube digestif et glandes génitales. On en bouche hermétiquement une des extrémités avec de la cire, et on emmanche l'autre sur un tube de verre en scellant soigneusement la jonction. On plonge le tout dans un récipient contenant de l'eau, et on vide dans le tube une solution sucrée. Au bout de quelque temps on voit le liquide s'élever graduellement dans le tube. Il est probable que des échanges gazeux se font également par voie d'osmose à travers cette chitine et que c'est par ce moyen que se fait la respiration de l'adulte ou de l'embryon dans l'œuf. Des échanges doivent avoir lieu dans l'intestin qui, intérieurement, est tapissé de chitine dans toute son étendue.

La cuticule apparaît de très bonne heure, et la sécrétion de la substance qui la constitue n'est point l'apanage des éléments de l'ectoderme. Les éléments des trois feuilletts peuvent la sécréter indistinctement. Cette sécrétion a lieu chez *Cucullanus elegans* de très bonne heure et, lors des phénomènes de

dégénérescence que l'on rencontre chez cette espèce, les cellules ont déjà une enveloppe chitineuse.

Quoique très élastique, la cuticule n'en constitue pas moins un obstacle à la croissance, de là résulte la nécessité des mues. Ces mues, connues depuis fort longtemps, ont été de la part de Maupas (1899) l'objet de recherches très intéressantes. Cet auteur a signalé chez les Nématodes un nombre fixe de quatre mues. La seconde mue est la plus importante ; elle correspond à une forme de résistance, sous laquelle le ver peut subsister longtemps sans prendre de nourriture. L'étude comparée d'un certain nombre d'échantillons de Sclérostomes equins, m'a conduit à admettre chez cette espèce parasite un nombre de mues identique à celui signalé par Maupas. Il semble bien que ce soit là un caractère commun à tous les Nématodes.

La sécrétion d'une cuticule peut, dans certaines circonstances, être fortement exagérée. Metchnikof a signalé le cas de Rhabditis trouvés dans des kystes de la cavité générale des Lombrics. Ces Rhabditis étaient enveloppés d'une cuticule très épaisse pourvue d'expansions foliaciées. J'ai pu reproduire expérimentalement cet état. Je prends une culture de Rhabditis sur colle de pâte, et j'isole par des lavages une grande quantité d'individus dans un peu de liqueur physiologique. J'injecte avec une seringue de Pravaz une certaine quantité de cette liqueur contenant des Rhabditis dans le corps des Lombrics. Ceux-ci sont abandonnés pendant quinze jours dans un mélange de terre et de marc de café. Au bout de ce temps, on trouve à leur intérieur, en abondance, des petits kystes brunâtres. Ces kystes renferment un ou plusieurs Nématodes. Ils sont formés d'un amas d'éléments étroitement appliqués les uns contre les autres. Les Nématodes se meuvent à l'intérieur d'une mue extrêmement épaisse. J'ai représenté (fig. 49) un de ces individus isolé de son kyste. On voit autour du ver l'enveloppe chitineuse sécrétée par lui et à l'intérieur de laquelle il se meut. Cette enveloppe offre, par place, de très faibles

expansions lamelleuses. Son épaisseur est presque égale à celle du corps du ver. L'aspect du tube digestif de ce dernier indique déjà un état avancé d'inanition. Cette inanition ne fait que s'accroître et le ver ne tarde pas à périr asphyxié dans son enveloppe. Je signale en passant cette méthode d'injections de



FIG. 49.

petits Nématodes qui peut rendre des services dans l'étude de la réaction de certains êtres animaux ou végétaux contre des organismes vivants : leur taille est assez petite pour qu'on puisse les injecter avec une seringue très fine ; leur résistance suffisante pour leur permettre de vivre un certain temps dans ces conditions anormales et leurs dimensions permettent néanmoins de les retrouver bien plus aisément que des bactéries.

CHAPITRE VIII

SYSTÈME NERVEUX

La structure du système nerveux des Nématodes adultes est encore aujourd'hui extrêmement controversée. Les premiers auteurs, Bütschli (1873), Schneider (1866), Leuckart (1876) se sont efforcés de déceler chez ces animaux un système nerveux bien différencié. Ces auteurs et d'autres depuis ont décrit un anneau nerveux périœsophagien duquel partent des nerfs bien définis : les uns se rendant en avant pour innerver la bouche et les lèvres, les autres se dirigeant en arrière et étant souvent même réunis par des travées transversales annulaires.

Mais, depuis les recherches de Villot (1891, 1896) sur les Gordiidés, recherches dont les résultats ont été étendus par Jammes aux Nématodes, il semble qu'en dehors d'un anneau œsophagien plus ou moins différencié, il ne faille admettre qu'un système nerveux extrêmement diffus, un système neuro-épithélial. Je suis volontiers porté à admettre cette dernière conception du système nerveux des Nématodes, car je n'ai jamais réussi à observer dans les parois du corps de ces animaux des éléments nerveux vraiment différenciés, et encore moins des nerfs véritables comme ceux qu'a décrits Rohde. Néanmoins, je crois qu'il ne faut pas attribuer cette structure neuro-épithéliale à l'anneau œsophagien que je considère comme ayant la valeur d'un véritable centre nerveux.

J'ai représenté (fig. 50) une coupe dans la région œsophagienne d'un *Dorylaimus*. Cette coupe passe par l'anneau périœsophagien ; on voit que ce dernier est constitué par des

éléments volumineux à contours assez bien définis, disposés parfois en file et se prolongeant latéralement vers les champs latéraux par deux gros troncs, tandis qu'ils forment deux pointes du côté des lignes médio-dorsales et ventrales. Immédiatement en arrière de cet anneau, on voit ses derniers éléments se mettre intimement en rapport par leurs prolonge-

ments avec ceux de la paroi et j'ai représenté (fig. 51) le mode de connexion de ces divers éléments. En arrière, on ne retrouve plus que quelques cellules dans



FIG. 50.



FIG. 51.

les champs latéraux qui ne tardent pas à acquérir leur allure définitive.

Je crois donc qu'il faut concevoir ce système nerveux de *Dorylaimus*, comme constitué par un anneau nerveux péri-œsophagien, se prolongeant de part et d'autre latéralement vers la région des champs latéraux et se mettant là en rapport avec un ectoderme de structure probablement neuro-épithéliale.

Cet état du système nerveux de *Dorylaimus* se retrouve, d'ailleurs, chez la plupart des Nématodes libres et reproduit un état plus ou moins transitoire du système nerveux des Nématodes parasites.

La formation du système nerveux des Nématodes est considérée par tous les auteurs, comme le résultat d'un épaissement ectodermique dans la région antérieure. Il ne semble point, d'ailleurs, que cette formation ait toujours été bien distinguée de celle destinée à donner l'œsophage, cette dernière

est toujours bien plus précoce. On admet, en général, que cet épaissement ectodermique donne un anneau qui devient l'anneau périœsophagien.

Seul, Ganin, en 1877, a décrit, chez une espèce, le *Pelodera teres*, une formation de ganglions que j'ai exposée dans l'historique, en tête de ce travail. Pour lui, le système nerveux embryonnaire se compose de trois ganglions qui ultérieurement forment, par leur soudure, l'anneau périœsophagien.

Les recherches que j'ai faites, sur diverses espèces, m'ont conduit à une généralisation de la conception de Ganin, généralisation qui me porte à admettre que le système nerveux central de ces animaux résulte de la soudure de trois masses ganglionnaires primitivement distinctes.

1° *Ascaris megalocephala*.

Après la formation de l'invagination buccale et la prolifération d'éléments ectodermiques sur la portion antérieure de l'endoderme, on voit tout autour de la région buccale les cellules de l'ectoderme se multiplier activement et déterminer ainsi un épaissement de tout l'ectoderme antérieur. C'est ce

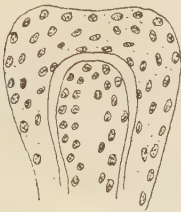


FIG. 52.

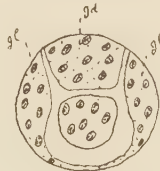


FIG. 53.



FIG. 54.

qu'on voit dans la coupe longitudinale (fig. 52). Cet état ne persiste pas longtemps : on ne tarde pas à voir cet épaissement se diviser en trois massifs distincts et bien séparés l'un de l'autre : 1° un gros massif *gd* (fig. 53), situé dorsalement, qui constitue le ganglion céphalique dorsal.

2° Deux massifs latéraux *gl*, bien plus étroits et constituant les ganglions céphaliques latéraux. Ces ganglions ne restent point en contact avec l'ectoderme : on voit, sur la figure 54, le ganglion de droite qui se sépare de la couche ectodermique. Chacun des trois massifs finit par se détacher ; ils viennent s'appliquer sur l'œsophage qu'ils entourent pour former le collier pericœsophagien.

2° *Strongylus rufescens*.

J'ai représenté, dans les figures 55 et 62, deux stades du développement du système nerveux central de ce Nématode. Dans la figure 55 on voit le ganglion céphalique dorsal nettement séparé et proéminent dans la cavité générale.



FIG. 55.

En dehors, les deux ganglions latéraux ne sont que peu distincts et encore réunis dans la région inférieure. Dans la figure 62 on voit l'anneau nerveux entourant l'œsophage.

3° *Sclerostomum equinum*.

Dans la figure 60, qui représente une coupe transversale d'un embryon, on distingue nettement les deux ganglions nerveux latéraux.

Plus tard, le système nerveux central a la forme d'un collier périœsophagien.

En résumé, le collier pericœsophagien, qui représente le système nerveux central des Nématodes, résulte de la soudure de trois ganglions nerveux d'origine ectodermique qui, primitivement séparés, finissent par se souder en un anneau.

CHAPITRE IX

APPAREIL DIGESTIF

L'appareil digestif occupe pendant très longtemps la plus grande partie de la cavité générale des Nématodes : ce n'est qu'après la croissance des organes génitaux qu'il se trouve plus ou moins comprimé, qu'il dégénère partiellement et que ces derniers prennent la place prépondérante.

La structure du tube digestif a été l'objet de nombreuses recherches entreprises en vue de déceler la présence d'un feuillet splanchopleural. Butschli avait en effet signalé le premier que la cavité générale des Nématodes est limitée d'une part par un feuillet musculaire répondant à une somatopleure et, d'autre part, par la paroi même du tube digestif. Les Nématodes n'auraient donc qu'un seul feuillet mésodermique. Ce fait contrôlé depuis par divers auteurs O. Hamann (1892-1896), Jammes, etc., avait été fortement mis en doute par les frères Hertwig (1881). Il n'en est pas moins exact qu'il est de toute impossibilité de déceler sur la face externe de l'intestin des Nématodes adultes une couche cellulaire quelconque répondant à un mésoderme viscéral. O. Hamann, qui a étudié le développement de la cavité générale, admet que le mésoderme ne se clive pas et qu'il donne tout entier la couche musculaire pariétale.

Les résultats auxquels m'ont conduit mes recherches sur le développement de l'appareil digestif des Nématodes ne sont pas en contradiction absolue avec ces faits. Mais ils m'ont conduit à admettre pour le tube digestif des Nématodes adultes une

origine tout autre que celle qui lui était attribuée. Cette divergence d'interprétation s'explique par ce fait que les auteurs qui se sont occupés du développement des Nématodes ont complètement délaissé les stades post-larvaires. Il y a là toute une longue période, période de croissance, au cours de laquelle de nombreuses modifications peuvent se produire. Ces modifications ont d'ailleurs été déjà bien mises en relief dans certains groupes où l'attention avait été attirée par suite de différences morphologiques considérables entre la larve et l'adulte.

A la connaissance exacte de ces variations n'a pas tardé à s'ajouter celle de variations correspondantes dans la structure intime des tissus et dans leurs rapports. L'ensemble constitue les phénomènes de métamorphose qui, à vrai dire, ne sont encore bien connus aujourd'hui que chez un nombre très restreint d'animaux. Les Insectes en particulier ont été à ce point de vue l'objet de recherches importantes. Mais il reste encore bien des groupes et particulièrement des groupes d'animaux marins où la connaissance de ces phénomènes est encore très réduite. Dans certains groupes, où ces modifications paraissaient n'être qu'extérieures, l'étude histologique est venue déceler des modifications internes capitales.

C'est ainsi qu'entre la forme cercaire et la forme adulte des Trématodes il ne paraissait y avoir d'autre différence que la présence ou l'absence d'appendice caudal : Vaney et moi (1901) avons récemment montré qu'il se produisait au cours de cette disparition de véritables métamorphoses internes. La présence de métamorphoses au cours du développement paraît être très générale. Néanmoins il y a certaines formes où les différences extérieures entre la larve et l'adulte sont très réduites et ne laissent supposer aucune transformation interne : les Trématodes en sont un premier exemple, mes recherches m'ont convaincu que les Nématodes en sont un second.

J'ai divisé l'étude du développement de l'appareil digestif

en trois parties qui correspondent à des modes et à des temps de formation très distincts. L'intestin antérieur est le premier constitué. L'intestin moyen s'édifie ensuite, mais ce n'est alors qu'un intestin transitoire, tout au moins chez les Nématodes parasites et qui, chez l'embryon, fera place par substitution d'éléments à un intestin secondaire définitif. Quant à l'intestin postérieur, il est de formation très tardive.

I. INTESTIN ANTÉRIEUR

J'entends par intestin antérieur toute la portion de l'appareil digestif qui s'étend depuis l'ouverture buccale jusqu'à l'intestin proprement dit composé de grandes cellules à fonction digestive. Cet intestin antérieur, en grande partie musculaire, comprend la bouche, l'œsophage et le bulbe pharyngien. Son rôle est la préhension et la trituration des aliments.

Son origine est aujourd'hui encore très discutée. Pour Ganin (1878), la plus grande partie de l'intestin antérieur de *Pelodera teres* est d'origine endodermique et résulte du tiers antérieur de l'endoderme. Pour Natanson (1877), la bouche est le résultat d'une invagination ectodermique, mais c'est aux dépens de l'endoderme que se forme l'intestin antérieur. Götte (1882) admet qu'une partie est ectodermique et l'autre endodermique. Wandolleck (1892) déclare ne pouvoir pas préciser ce qui est ectodermique et ce qui est endodermique. Pour Jammes (1894), l'œsophage semble être, dans sa plus grande partie, d'origine ectodermique et le renflement œsophagien d'origine endodermique. Pour Zur Strassen (1892), le stomodæum de *Bradynema rigidum* se forme aux dépens d'un massif mésodermique antérieur. Comme on le voit, les opinions sont des plus partagées : toutefois la plupart des auteurs admettent une origine ectoendodermique.

1° *Sclerostomum equinum*.

J'ai représenté (fig. 56) une coupe longitudinale d'un embryon à un stade où les trois feuilletts sont nettement différenciés et où l'endoderme constitue un cylindre plein s'étendant dans toute la longueur de la cavité générale. Sur la figure 57, qui représente l'extrémité antérieure fortement grossie, on voit que

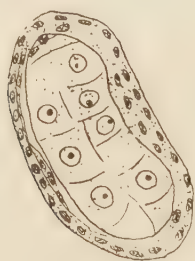


FIG. 56.



FIG. 57.

les limites des cellules endodermiques antérieures *e* ont disparu et, sur ces cellules, on aperçoit deux petits éléments ectodermiques *e c*, étroitement appliqués. Sur la figure 58 ces élé-



FIG. 58.

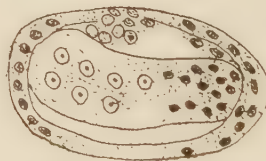


FIG. 59.

ments sont en plus grand nombre : ils sont encore plus nombreux dans la figure 59 et, en examinant une certaine quantité de coupes, on peut suivre leur multiplication graduelle sur toute la surface de la portion antérieure de l'endoderme. Cette multiplication a, comme terme ultime, un stade identique à celui représenté (fig. 61, pour le développement du Strongle.

Cette région s'est alors renflée pour constituer un bulbe.

Dans la coupe transversale d'embryon représentée figure 60, on voit, dans la moitié inférieure, l'endoderme étroitement enveloppé par les petites cellules ectodermiques. On retrouve au centre les noyaux plus ou moins dégénérés. Sur cette figure on voit la coupe de deux noyaux de l'endoderme et un point noir, vestige d'un noyau disparu. Cette disparition de l'endoderme antérieur se poursuit graduellement. L'invasion des cellules ectodermiques se fait sur la moitié de cet endoderme, de sorte qu'au début, l'intestin antérieur est égal à tout le reste du tube digestif rudimentaire. Après la disparition de l'endoderme dans toute cette région, les éléments ectodermiques constituent tout l'œsophage et le bulbe, comme on le voit figure 61. La forme définitive est

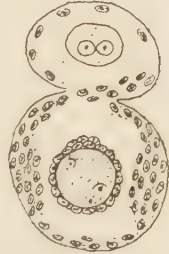


FIG. 60.

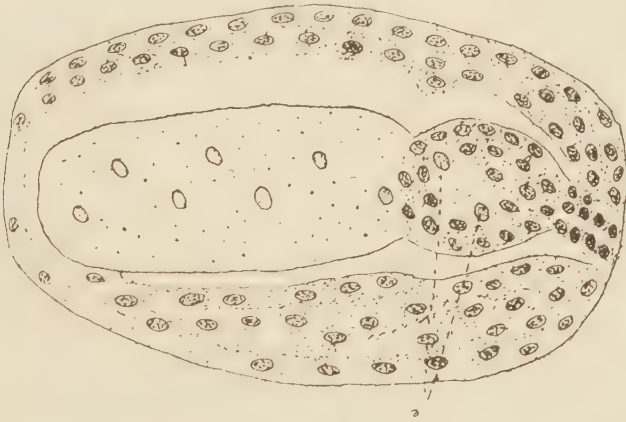


FIG. 61

acquise à la suite d'une élongation de la région comprise entre le bulbe et l'ectoderme antérieur; la bouche résulte d'une invagination antérieure qui ne se met que très tardivement en rapport avec l'œsophage. Cette forme embryonnaire (fig. 61) est très générale chez les Nématodes, elle est même définitive chez beaucoup de formes libres et particulièrement celles du

groupe des Rhabditidés. Il n'y a guère que chez les Filaridés où, par suite d'un développement très condensé, on ne la rencontre pas. Chez ces formes, comme d'ailleurs chez le *Bradinema rigidum* étudié par Zur Strassen, l'intestin antérieur paraît se constituer aux dépens de cellules ectodermiques avant même que l'endoderme ne soit suffisamment développé pour être recouvert par elles.

2° *Strongylus rufescens*.

Le développement de l'intestin antérieur est identique à celui décrit chez le Sclérostome. On voit (fig. 61) un stade avancé de la prolifération ectodermique. On distingue encore dans la région du bulbe deux cellules endodermiques *e*, identiques comme allure et position aux éléments de l'endoderme



FIG. 62.

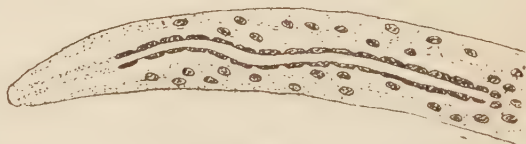


FIG. 63.

qui font suite. Dans la figure 62, l'intestin antérieur est définitivement constitué et se présente en coupe transversale comme constitué par cinq cellules délimitant une étroite lumière. La figure 63 représente en coupe longitudinale un stade très avancé où le bulbe n'est plus distinct.



FIG. 64.

3° *Ascaris megalocephala*.

Le développement est identique. Je représente (fig. 64) un stade où l'on constate nettement la prolifération des éléments de l'ectoderme sur l'endoderme antérieur. Le phénomène est ici beaucoup plus précoce que dans les deux espèces ci-dessus: il a lieu à un stade très jeune du développement.

4° **Rhabditis.**

Le mode de formation de l'intestin antérieur est, chez cette espèce libre, identique à celui observé ci-dessus. C'est ce que montre bien la figure 65 où l'on voit bien les petites cellules ectodermiques enveloppant l'endoderme antérieur.



FIG. 65.

5° **Filaridés**

Chez les Filaridés (*Filaria* et *Spiroptère*) l'intestin antérieur n'a, à aucun moment, l'allure signalée ci-dessus. Tout le tube digestif apparaît d'emblée et on ne peut suivre les détails de sa formation.

En résumé, l'intestin antérieur des Nématodes libres ou parasites doit être considéré comme tout entier d'origine ectodermique. Il résulte d'une prolifération et d'une multiplication active d'éléments ectodermiques à la surface de l'endoderme antérieur ; ce dernier dégénère et finit par disparaître complètement.

II. INTESTIN MOYEN

Tous les auteurs s'accordent à attribuer à cette portion du tube digestif une origine endodermique : la multiplication des initiales endodermiques donne un cylindre plein suivant l'axe duquel apparaît, par écartement, une lumière qui est celle de l'intestin moyen primitif.

Mes recherches sur le développement de cette portion de l'intestin chez divers Nématodes contrôlent de tous points cette description, mais mon opinion diffère totalement de celle admise jusqu'à ce jour, sur le point de savoir si cet intestin est bien l'intestin définitif. Comme on le verra dans l'exposé

ci-dessous, je crois qu'en général ce n'est là qu'un intestin moyen transitoire auquel se substitue au cours de la vie larvaire succédant au stade rhabditiforme un intestin définitif formé d'éléments nouveaux.

1° *Strongylus rufescens*.

Les éléments endodermiques de cette espèce ont des noyaux à contenu irrégulièrement granuleux, comme on le voit sur la figure.

Ces éléments ne tardent point à se fusionner, les limites disparaissent et les noyaux prennent souvent un contour sinueux (fig. 66) comme amœboïde. Ces noyaux, en certains

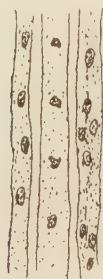


FIG. 66.



FIG. 67.

points de l'intestin, se gonflent beaucoup, subissent une vacuolisation et ne sont bientôt plus que de grosses vacuoles dans lesquelles on retrouve quelques granules chromatiques. Aux points où se fait cette vacuolisation, on voit des éléments plus petits à noyaux plus fortement colorables appliqués étroitement sur cette portion de l'intestin. C'est ce que montre bien la coupe, longitudinale représentée (fig. 67). Dans cette coupe on voit en haut les cellules de l'intestin *e* encore intactes et, en bas, on les voit en dégénérescence, leur noyau *e* étant

fortement vacuolisé; sur cette région, de petits éléments *m* sont venus s'appliquer.

La portion d'intestin isolée représentée (fig. 68) montre également bien ces phénomènes.

Les petits éléments ne se bornent point à s'appliquer sur l'intestin, ils le pénètrent comme



FIG. 68.

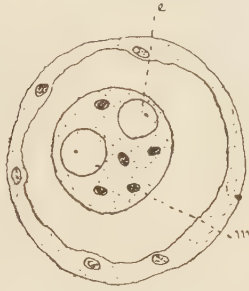


FIG. 69.

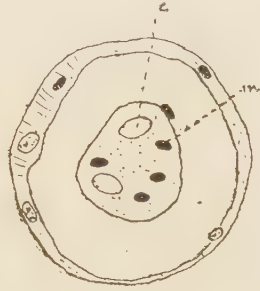


FIG. 70.

le montrent les figures 69 et 70 qui sont des coupes transversales dans lesquelles on voit nettement les noyaux endodermiques *e* fortement vacuolisés et les petits éléments étrangers *m* à l'intérieur de l'endoderme. La figure 71 montre bien l'origine de ces petits éléments qui proviennent de la paroi d'où ils prolifèrent en deux points diamétralement opposés. A ce stade il n'est pas possible, dans cette espèce, de distinguer nettement l'ectoderme du mésoderme; les éléments en sont trop intimement confondus. Toutefois, on retrouve cette région dans la portion de coupe d'embryon de Sclérostome équin représenté (fig. 101) et là elle répond à la région des champs latéraux. Quant aux petits éléments qui viennent former l'intestin définitif, c'est en considérant ce qui se passe chez *Cucullanus* que je suis conduit par homologation à les considérer comme mésodermiques. Cet intestin définitif,



FIG. 71.

une fois constitué a, en coupe transversale l'aspect représenté (fig. 72) où la lumière n'est pas encore formée.

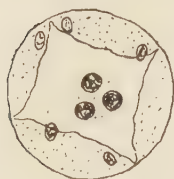


FIG. 72.

Ce remplacement de l'intestin primitif par un intestin secondaire ne s'accomplit pas brusquement au même moment dans tous les points. Il se fait par un mécanisme de substitution en divers points et, ce n'est que graduellement qu'il devient complet.

2^o *Cucullanus elegans*.

Le développement de cette espèce étant très condensé, je n'ai pu observer en détail l'origine de l'intestin antérieur. Quant à l'intestin moyen, j'ai pu le suivre plus complètement. Lorsque l'ectoderme a acquis son complet développement, les éléments qui le constituent ne tardent pas à subir une dégénérescence. Cette dégénérescence est vacuolaire et identique à celle que Reichembach a signalée dans le développement de l'intestin d'*Astacus fluviatilis*. Les éléments de l'endoderme



FIG. 73.

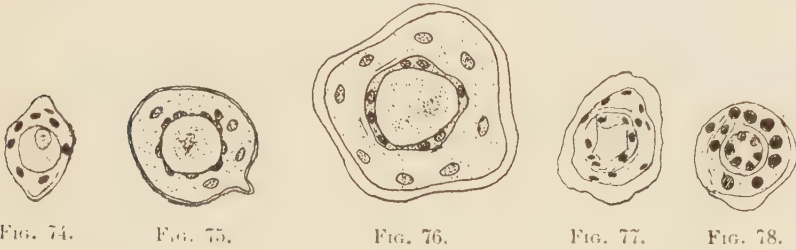
se multiplient alors activement pour constituer un archentéron, puis ils subissent à leur tour une dégénérescence semblable ; le contenu de la cellule est rejeté graduellement dans un coin de celle-ci et il ne subsiste bientôt plus que des parois cellulaires avec un noyau ; c'est ce que montre bien la figure 73 qui est une coupe transversale à ce stade.

Pendant ce temps les éléments du mésoderme se sont multipliés activement et l'embryon est alors constitué comme sur la figure 73 par deux couches d'éléments vacuolisés séparées par une couche d'éléments mésodermiques en parfait état. Dans la région antérieure seulement, tout l'œsophage et le bulbe sont formés de petits éléments ectodermiques comme dans l'embryon de Strongle (fig. 61).

Les limites des cellules ecto-et endodermiques ne tardent

pas à disparaître plus au moins complètement. L'endoderme en coupe transversale se présente tantôt complètement vacuolisé, tantôt formé de débris, vestiges de protoplasme ou de noyaux.

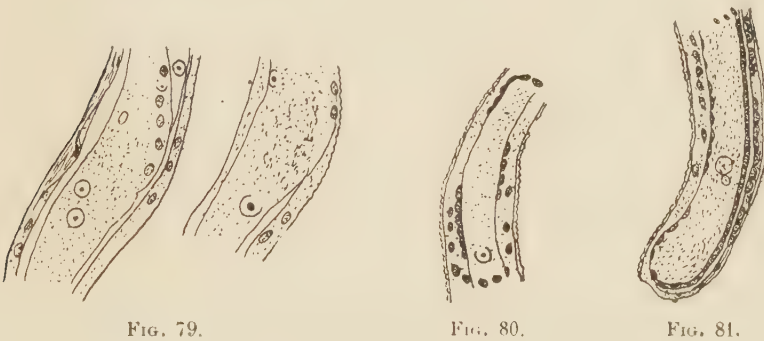
Dans la coupe transversale (fig. 74), on voit l'endoderme



renfermant un noyau entouré des éléments du mésoderme en contact avec lui.

Dans la série des figures 75, 76, 77, 78, on voit les éléments mésodermiques s'appliquer étroitement sur l'endoderme dégénéré, former une couche de plus en plus définie; cette couche se délimite nettement (fig. 79), le reste du mésoderme s'en sépare ensuite comme on le voit (fig. 77 et 78), laissant entre lui et cette couche formant l'intestin définitif un espace qui est la cavité générale.

J'ai reproduit la succession de ces phénomènes dans la



série des coupes longitudinales représentées (fig. 79, 80, 81).

Dans la figure 79 on assiste au début du phénomène : les

éléments mésodermiques commencent à s'appliquer sur l'endoderme où l'on distingue des noyaux dont certains présentent une dégénérescence par hypertrophie nucléaire. La figure 80 est une coupe longitudinale correspondant à la coupe transversale (fig. 75).



FIG. 82.

Enfin la figure 77 correspond à la figure 81, mais on y voit encore des restes de l'intestin primitif.

La figure 82 montre l'intestin définitif *i* définitivement constitué. On voit qu'à ce stade l'embryon est formé de deux couches de cellules seulement, une externe constituant la paroi et une interne formant l'intestin.

En résumé, chez cette espèce, nous assistons à une véritable métamorphose, plus importante même que chez la précédente et dont le résultat est la production d'un intestin définitif de seconde formation.

3° *Ascaris megalocephala*.

L'étude d'embryons encore inclus dans l'œuf, mais à des stades suffisamment avancés, m'a convaincu que les phénomènes relatifs à l'évolution du tube digestif étaient identiques



FIG. 83.



FIG. 84.

chez cette espèce, à ce que j'ai décrit ci-dessus chez le *Strongylus rufescens*. Mais ils se produisent, comme d'ailleurs la formation de l'intestin antérieur, beaucoup plus tôt, puisque l'embryon est encore dans l'œuf, tandis que chez ce Strongle il est déjà éclos depuis longtemps quand ils ont lieu.

Dans les figures 83 et 84 qui représentent des coupes transversales d'embryons, on voit, au centre, l'endoderme, dont les noyaux ont subi la dégénérescence vacuolaire et appliqués sur cet endoderme, le pénétrant même, de petits éléments qui for-



FIG. 85.



FIG. 86.



FIG. 87.

meront l'intestin définitif. La série des coupes longitudinales (fig. 85, 86 et 87) montrent bien la complète identité du phénomène avec celui étudié chez le Strongle.

4° *Sclerostomum equinum*.

Les premières recherches que j'avais faites sur cette espèce m'avaient montré une différence de structure histologique considérable entre les éléments du tube digestif des embryons considérés dans l'œuf et ceux d'individus plus petits que je recueillis dans des anévrismes de la grande mésentérique du cheval. En suivant l'évolution des éléments de l'intestin considérés chez l'embryon pris dans l'œuf, on les voit tout d'abord constitués par de grosses cellules à noyaux arrondis. Ces noyaux ont un nucléole sphérique entouré de granulations chromatiques comme on le voit sur la figure 88 A. Chez d'autres embryons plus âgés et proches de l'éclosion, ces mêmes noyaux ont pris un aspect plus vacuolaire et ne renferment plus à leur intérieur qu'un nucléole fortement hypertrophié et sans granulations chromatiques autour de lui. La

figure 88 B, qui est au même grossissement que la figure 88 A, montre bien cet état. Les observations que j'avais faites avec C. Vaney, sur les phénomènes d'histolyse accompagnant le développement des Trématodes, m'avaient montré que ce mode d'hypertrophie nucléolaire coïncidait avec une dégénérescence cellulaire que j'étais dès lors fortement tenté de sup-

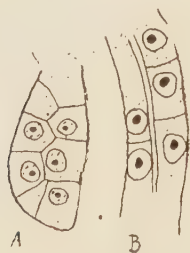


FIG. 88.



FIG. 89.

poser se produire au cours de l'évolution du jeune Sclérostome.

Mes recherches sur d'autres types de Nématodes m'ayant fait connaître la dégénérescence de l'endoderme, mes suppositions s'accrurent. Des recherches nouvelles me conduisirent à retrouver chez des embryons sur le point d'éclore de petits éléments appliqués sur la région antérieure de l'endoderme, c'est ce que l'on voit dans les figures 89 A et B.

Les stades les plus jeunes que j'ai pu obtenir comme suite à celui-ci proviennent d'embryons recueillis dans des anévrismes. Leur paroi intestinale a l'aspect d'un syncytium avec des noyaux identiques à ceux de la paroi du corps. De plus, j'ai retrouvé chez les plus jeunes embryons des régions où l'intestin était, comme dans la figure 101, en continuité avec les champs latéraux. Malheureusement les stades intermédiaires me font défaut, et je n'ai pu les recueillir. Néanmoins ces quelques documents me conduisent à admettre pour l'intestin des Sclérostomes, une évolution identique à celle que j'ai décrite. La connaissance complète du cycle évolutif de cette

espèce permettra sans doute de combler les lacunes intermédiaires.

5° *Filaria ranae esculenta*.

J'ai représenté (fig. 35) un stade où les trois feuilletts sont bien différenciés, un intestin est complètement constitué. Dans les stades ultérieurs, on ne retrouve plus en dehors de la couche ectodermique qu'un amas de cellules qui augmente graduellement et au milieu duquel on ne retrouve plus trace de l'intestin ci-dessus. Ce n'est qu'à un stade plus avancé encore qu'on commence à voir certains éléments disposés en file au milieu du massif mésodermique et formant ainsi l'ébauche d'un tube digestif. L'exiguité extrême des éléments ne permet pas, chez cette espèce, de préciser davantage les détails de ce développement.

6° *Rhabditis*.

Chez cette espèce, les cellules endodermiques se conservent jusqu'à l'éclosion avec leurs caractères primitifs.

A partir de ce stade, ces cellules ne sont plus susceptibles que d'une multiplication très réduite par voie de division directe. Chez cette forme libre qui, par son anatomie, reproduit les caractères d'une larve de forme parasite, il n'y a, à aucun moment, formation d'un intestin moyen secondaire et l'intestin moyen primaire, d'origine endodermique, persiste chez l'adulte.

En résumé, nous voyons chez tous les Nématodes se constituer, au début, un intestin endodermique normal.

Cet intestin acquiert tous les caractères d'un intestin fonctionnel, il s'y forme une lumière par écartement des cellules qui le constituent, et cette lumière se met en continuité avec celle de l'intestin antérieur. Cet intestin subsiste tel quel chez

les formes libres. Chez celles-ci, à partir de l'éclosion, les cellules intestinales ne sont plus susceptibles que d'une faible multiplication qui se fait par voie mitotique, comme l'a signalé Korschelt chez un *Rhabdonema*.

Ces cellules, en même temps, se chargent de granulations et restent ainsi jusque chez l'adulte, où leur rôle digestif est très réduit. Chez les formes parasites, l'intestin endodermique subsiste plus ou moins longtemps, puis il se produit une substitution graduelle d'éléments nouveaux qui entraîne la disparition complète de ce premier intestin.

L'origine de ces éléments ne peut être précisée comme étant mésodermique que chez le *Cucullanus* ; chez les autres formes aux stades où ces phénomènes se produisent, il est de toute impossibilité de distinguer l'ectoderme du mésoderme.

Chez l'*Ascaris megalocephala*, de même que pour l'intestin antérieur, cette substitution a lieu avant l'éclosion. Chez le *Cucullanus elegans*, le *Sclerostomum equinum*, elle a lieu après l'éclosion, souvent même longtemps après, comme dans le *Strongylus rufescens*. Il semble bien que chez ces formes parasites l'intestin endodermique est susceptible d'être fonctionnel un certain temps comme dans les formes libres. Le moment où se produit la substitution des nouveaux éléments paraît être en rapport avec les migrations que doit subir l'embryon. C'est ainsi que chez l'*Ascaris megalocephala*, où l'œuf arrive directement dans l'intestin du cheval, y éclôt et donne un embryon qui vit là où a eu lieu l'éclosion, la substitution se produit dans l'œuf. Tandis que chez les formes à migrations avec ou sans passage par un hôte intermédiaire, mais où l'embryon est appelé à vivre un certain temps hors du lieu où se produit son évolution définitive, la substitution a lieu à un stade plus ou moins avancé de la vie embryonnaire.

Il est intéressant de rapprocher ces faits de formation d'un intestin nouveau de ce que l'on constate dans les métamorphoses des Insectes holometabola. Chez ceux-ci, à ce stade, de petits éléments appliqués sur l'intestin larvaire se substituent

aux cellules de cet intestin. Les zoologistes ne sont pas d'accord sur l'origine de ces petits éléments : pour les uns, ils sont endodermiques; pour d'autres, mésodermiques (splanchnocytes).

L'intestin larvaire, comme l'ont établi Heymons, Lécaillon, etc., n'est d'ailleurs pas, chez ces Insectes, d'origine endodermique.

Néanmoins, le phénomène de la substitution d'un intestin définitif à un intestin larvaire est identique dans les deux groupes. Il ne se produit pas chez les formes primitives : les Thysanoures chez les Insectes, les formes libres chez les Nématodes. C'est là un rapprochement en rapport avec l'acquisition secondaire de métamorphoses et qui n'implique d'ailleurs pas d'affinités entre les deux groupes.

Il est, en effet, impossible d'homologuer l'intestin d'une larve d'Insecte holometabola à celui d'un embryon rhabditiforme. Chez les premiers, c'est un organe d'origine ectodermique, résultant de la substitution d'éléments nouveaux à l'endoderme qui dégénère dans l'œuf, tandis que chez les seconds, c'est un organe franchement endodermique.

III. INTESTIN POSTÉRIEUR

La formation de l'intestin postérieur est très tardive. Je ne puis, par suite, en préciser bien nettement l'origine, quoique chez les embryons de *Sclerostome equin*, la multiplication de quelques cellules ectodermiques dans la région postérieure me porte à lui supposer une origine identique à celle de l'intestin antérieur.

En résumé, l'étude du développement de l'appareil digestif des Nématodes montre qu'il est formé de quatre parties reliées secondairement : la bouche, l'intestin antérieur, l'intestin moyen, l'intestin postérieur.

La bouche résulte d'une invagination ectodermique.

L'intestin antérieur, comprenant l'œsophage et le bulbe, résulte chez tous les Nématodes de la substitution d'éléments ectodermiques à l'endoderme antérieur.

L'intestin moyen, qui reste endodermique chez les Nématodes libres, disparaît pour être remplacé chez les Nématodes parasites par un intestin de nouvelle formation.

L'intestin postérieur est d'origine ectodermique.

CHAPITRE X

APPAREIL EXCRÉTEUR.

L'appareil excréteur des Nématodes peut se rapporter à deux types :

1° Celui des Nématodes libres, consistant en tubes flottant librement dans la cavité générale. Ces tubes sont de deux sortes ; les uns s'ouvrant postérieurement, les autres, au nombre de deux s'ouvrant dans la région œsophagienne par un pore excréteur unique. Ces deux systèmes peuvent coexister chez une même espèce ou, et c'est le cas général, le dernier seul exister.

2° Celui des Nématodes parasites, qui consiste en tubes plongés dans les champs latéraux et s'ouvrant antérieurement par un pore placé sur la ligne medio-ventrale. Cet appareil a un développement variable selon les espèces. Chez certaines, il s'étend sur toute la longueur du corps, chez d'autres, dans la région antérieure seulement. Le nombre des tubes dans un même champ est généralement de un, mais il peut varier. Leur disposition est variable dans une même espèce.

La structure intime de cet appareil n'est bien connue que depuis les recherches de Shipley, Nasonow, Spengel, etc. Elle n'est d'ailleurs connue que chez un nombre très restreint de Nématodes. D'une façon générale, on doit le considérer comme formé d'un système de grosses cellules étoilées, dont une est placée vers le pore excréteur et les autres dans les champs ; ces cellules sont pourvues de nombreux prolongements. Deux de ces prolongements ne se ramifient pas et servent à mettre les diverses grosses cellules du système en relation entre elles.

Ces derniers prolongements sont percés d'un canal intra-cellulaire qui est le canal excréteur. Sur les extrémités des prolongements ramifiés s'appuient de petites cellules amœboïdes « endorgane » de Hamann, « cellules menues » de Nassonow. Ce sont elles qui absorbent le noir de seiche et le *Bacillus anthracis*. Les cellules étoilées fonctionnent comme des glandes lymphatiques. Leur nombre varie suivant les espèces, il est de cinq chez l'*Ascaris megalocephala* et de quatre chez l'*Ascaris lumbricoïdes*.

Les origines de cet appareil sont très discutées. Hamann (1802) le considère comme mésodermique : son origine serait une grosse cellule isolée dans la cavité générale au moment où les organes sexuels se composent d'un seul élément. Jammes, en 1894, croit pouvoir lui attribuer une origine entièrement ectodermique. Pour lui, les organes excréteurs se forment sur place et aux dépens de quelques cellules. Ils apparaissent symétriquement et d'emblée dans les champs latéraux, au lieu d'y pénétrer par la suite. Les canaux s'unissent sur la ligne médiane sans jamais être séparés de l'ectoderme. Cette inclusion totale des conduits excréteurs dans l'ectoderme date des premiers débuts de l'embryon. Jammes considère que l'opinion de Hamann est opposable aux idées qui se dégagent de l'étude des organes excréteurs de la plupart des Nématodes. Je crois qu'il y a là une généralisation excessive et que si l'auteur, au lieu de se borner à quelques types classiques, avait examiné cette structure chez des types éloignés de ceux-ci, il eut été conduit à une opinion toute autre. Il suffit, en effet, d'examiner l'appareil excréteur du *Spiroptera microstoma* pour se rendre compte que l'opinion de Hamann n'est nullement en contradiction avec les données de l'anatomie comparée des Nématodes.

Il n'entre point dans le cadre de ce travail d'aborder l'étude de la structure complète de cet appareil. J'examinerai seulement au point de vue comparé les conduits excréteurs et leurs positions chez le Spiroptère. Cette étude doit être faite sur des coupes passant en des régions variées du corps.

Sur la figure 98, on voit l'appareil excréteur *c*, noyé à l'intérieur d'un champ latéral. Il apparaît sous la forme d'une ouverture circulaire entourée d'une enveloppe protoplasmique : c'est la coupe d'un tube intracellulaire. C'est là l'aspect classique de l'appareil excréteur, aspect qui se retrouve dans la figure 107 représentant cet appareil chez l'Hétérakis et où l'on constate encore mieux la valeur de conduit intracellulaire qu'a le canal excréteur. Chez certains types, l'*Ascaris* par exemple, d'autres éléments se surajoutent pour constituer une sorte d'épithélium autour de ce conduit. Sur la figure 99, on voit les deux proéminences du champ latéral séparées l'une de l'autre. Le conduit excréteur en est tout à fait éloigné. Il se présente sous la forme d'un conduit intracellulaire flottant dans la cavité générale. Une portion du champ présente même en face du conduit une échancrure comme pour le loger. Enfin, dans la figure 100, les deux portions du champ latéral sont soudées; le conduit excréteur n'y est point inclus et flotte librement dans la cavité générale. Entre ces trois figures toutes les positions intermédiaires se retrouvent.

Ainsi chez le *Spiroptera microstoma* où l'appareil excréteur est tantôt sous forme de conduits libres dans la cavité générale, tantôt plus ou moins complètement inclus dans les champs latéraux.

Cet appareil excréteur du Spiroptère offre une série de dispositions intermédiaires entre l'appareil excréteur des Nématodes libres et celui des Nématodes parasites. Chez les premiers, en effet (*Rhabditis*), cet appareil comprend deux tubes flottant dans la cavité générale et s'ouvrant par un pore placé près de la région œsophagienne sur la ligne médio-ventrale. Les champs latéraux sont alors très peu développés. Un état correspondant se retrouve dans les coupes de Spiroptère (fig. 99 et 100) tandis qu'un état correspondant à celui des formes parasites se retrouve dans la figure 98.

Pour ce qui est de l'origine de l'appareil, j'ai eu recours pour son étude à des embryons de Sclérostome équin. J'ai pris les

formes les plus petites que j'ai pu recueillir dans les anévrismes de la grande mésentérique du cheval. Ces embryons, débités en coupe longitudinale, m'ont permis de retrouver l'origine de cet appareil. J'ai représenté dans les figures 90, 91, 92, 93 une série de quatre coupes dont la superposition donne la reconstitution de l'origine de cet appareil. Cette ébauche se compose d'une cellule unique libre dans la cavité générale. Cette cellule est de forme ovale, allongée. Elle renferme un noyau énorme,



occupant presque tout le corps cellulaire. Ce noyau est bien visible sur la coupe représentée, figure 93 : il a la même forme que la cellule et a un contour légèrement échancré. La cellule émet vers le haut un prolongement rectiligne dont on voit bien l'amorce sur la figure 93. C'est bien nettement la suite de la mince couche protoplasmique enveloppant le noyau. Ce prolongement, comme on le voit sur la figure 92, est creusé d'un canal intra protoplasmique. Ce canal représente le rudiment du conduit excréteur lequel, à ce stade, ne se prolonge point dans l'intérieur de la cellule comme le montre l'examen des

quatre coupes. Cet ensemble est placé dans la région moyenne du corps et non à proximité de l'œsophage. C'est là la seule ébauche d'appareil excréteur que j'ai pu rencontrer chez le Sclérostome équin.

Chez des embryons plus âgés il est noyé dans un mésenchyme d'origine mésodermique comme on le voit sur les figures 103, 104 et 105. Ce mésenchyme provient d'amas cellulaires indifférenciés qui persistent un certain temps dans la région des champs. L'appareil excréteur est secondairement inclus en eux et ce sont eux qui vont former la portion mésodermique plus ou moins persistante du champ latéral. Dans le cas particulier du Sclérostome équin, où le canal excréteur est double et même triple, on est conduit à admettre un dédoublement secondaire du conduit intra cellulaire primitif. Cet hypothèse est d'ailleurs en rapport avec ce que l'on constate sur des coupes d'embryons un peu âgés. Dans les figures 103 et 105 on voit cet appareil excréteur composé de deux conduits placés dans le mésenchyme d'un champ. Ces deux conduits, lorsqu'on suit les coupes, apparaissent comme ayant une enveloppe protoplasmique commune, tandis qu'à des stades très avancés ils sont nettement séparés l'un de l'autre.

Mes recherches sur l'appareil excréteur du Sclérostome équin viennent confirmer celle de Hamann. J'admets donc, contrairement aux idées de Jammes, que cet appareil est d'origine mésodermique, qu'il dérive d'une cellule unique dont deux prolongements rectilignes creusés d'un conduit intra-protoplasmique vont constituer les conduits excréteurs. Cet appareil pénètre secondairement dans le mésoderme des champs. Ces résultats embryologiques concordent avec ceux fournis par l'anatomie des Nématodes, le *Spiroptera microstoma* montre, en effet, à l'état adulte, tous les stades de la pénétration de cet appareil dans les champs.

CHAPITRE XI

CHAMPS LATÉRAUX

Les auteurs, Hamann entre autres, ont en général considéré les champs latéraux comme des organes d'origine ectodermique. Les interruptions des bandes musculaires en ces régions, de même d'ailleurs que vers les lignes dorso-ventrales, laisseraient un espace libre dans lequel proliférerait l'ectoderme pour y former des bourrelets longitudinaux. Seul, Hallez émet l'hypothèse d'une origine mésodermique, hypothèse à l'appui de laquelle il déclare ne pouvoir apporter aucune preuve.

L'étude du développement de l'appareil digestif montre que le phénomène secondaire de la substitution d'éléments nouveaux à l'endoderme prend son origine en deux points diamétralement opposés sur une section transversale de l'embryon. En ces deux points la couche ecto-mésodermique est représentée par un massif de cellules constituant de chaque côté un bourrelet qui arrive jusqu'au contact de l'intestin primaire. Ces régions de prolifération sont bien visibles dans la coupe d'embryon de Strongle (fig. 71) et se retrouvent dans la coupe d'embryon de Sclérostome (fig. 101). Dans cette dernière on voit nettement, la différenciation des éléments musculaires étant déjà faite, qu'elles correspondent aux champs latéraux. Ces bourrelets se composent d'éléments à noyaux arrondis, à contenu granuleux, rappelant beaucoup chez le Sclérostome les éléments mésodermiques embryonnaires. Ces éléments se substituent graduellement aux éléments de l'intestin primitif. Leur nombre va par suite graduellement en diminuant. Je n'ai

pu suivre sur des embryons la différenciation ultérieure de ceux qui restent ; c'est là une question difficile à résoudre par la seule méthode embryologique, les éléments sont de trop petite taille et trop peu différenciés. De plus, bien souvent ce phénomène paraît se passer à un stade particulier qu'il n'est pas toujours possible de se procurer. Pour définir le mode de formation des champs latéraux, il faut avoir recours aux données de l'anatomie comparée. A cet effet, j'ai étudié les champs latéraux de quelques types de Nématodes. Cette étude doit être faite non point seulement sur des sections passant en une région quelconque du corps, mais sur des coupes faites en divers points. L'aspect de ces champs varie parfois en effet beaucoup suivant la région où on les considère.

1° *Dorylaimus*

Chez cette espèce comme chez toutes les formes libres, les champs latéraux ne renferment pas l'appareil excréteur. En coupe transversale, ils offrent des aspects variés dont la forme



FIG. 94.



FIG. 95.

type est représentée (fig. 94). Ils sont représentés par trois grosses cellules accolées l'une à l'autre. Ces cellules sont pourvues d'un gros noyau et ont un contenu finement granu-

leux. De part et d'autre s'étendent des éléments à différenciation musculaire pectinée.

Sur la figure 95 la cellule médiane est un peu en retrait sur les deux autres ; de même sur la figure 96. Sur la figure 97 qui représente un champ latéral dans la région immédiatement en arrière de l'anneau nerveux, ce champ est formé de deux



FIG. 96.



FIG. 97.

grosses cellules se projetant en massues dans la cavité générale. Ces deux cellules tendent à se toucher par leurs extrémités libres. Leur contenu est granuleux vers la base et très diffus dans la région renflée où le protoplasma paraît subir un commencement de dégénérescence. Ces éléments rappellent beaucoup les éléments musculaires de divers Nématodes coelomyaires ; la région granuleuse correspondant à la région striée, la région vésiculeuse à la région protoplasmique. Ces

deux cellules s'appuient par leur base, à la façon des éléments musculaires, sur une bandelette fibrillaire qui représente l'ectoderme.

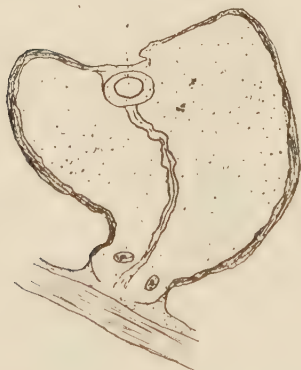


FIG. 98.

2° *Spiroptera microstoma*

La figure 98 représente un type de champ latéral de *Spiroptère*. Il est constitué par deux proéminences vésiculeuses séparées l'une de l'autre et se projetant dans la cavité générale.

Dans la figure 99, ces deux massifs arrivent au contact l'un

de l'autre, toutefois chacun d'eux conserve ses parois propres dont la ligne de soudure apparaît au milieu. Enfin, dans la

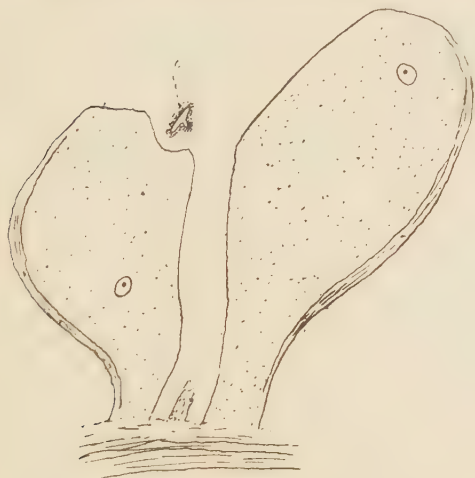


FIG. 99.



FIG. 100.

figure 100, la soudure est presque complète, les deux proéminences ne restant séparées que partiellement.

3° *Sclerostomum equinum*

Dans les figures 101 et 102 qui représentent des coupes d'embryons très jeunes, les champs sont formés par un syncytium d'éléments non encore complètement séparés de l'intestin secondaire.

Dans les figures 103, 104 et 105 on voit ce syncytium subir graduellement une différenciation mésenchymateuse et, finalement, l'ensemble du champ est constitué par un protoplasma diffus, le tout enveloppé d'une membrane bien nette. C'est cet aspect que l'on retrouve dans la figure 106 qui représente une portion d'un champ latéral de *Sclerostomum equin* adulte. C'est la portion tangente à un élément musculaire M. On retrouve au centre du champ le mésenchyme *m* que nous avons vu se former et subir

une dégénérescence graduelle bien visible sur les figures 103, 104



FIG. 101.

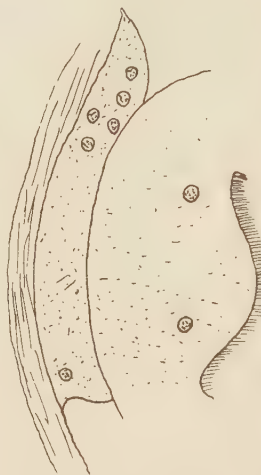


FIG. 102.



FIG. 103.

et 105. Tout le bord de ce syncytium dégénéré est formé en grande partie de petites granules jaunâtres. En haut, on voit ce

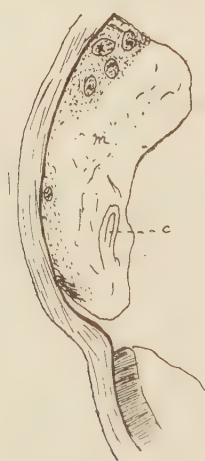


FIG. 104.

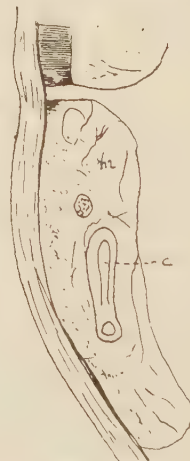


FIG. 105.

bord rétracté se détachant nettement de l'ectoderme. Ce dernier, entre le syncytium et l'élément musculaire M adjacent,

proémine dans la cavité générale. Il est en cette région particulièrement net. A un fort grossissement, on peut voir qu'il se prolonge en une mince bandelette *f* enveloppant le syncytium. Cette bandelette, en raison de sa minceur, n'est point sur toutes



FIG. 106.

les coupes aussi nette que sur celle que je figure. L'ensemble du champ latéral de Sclérostome équin comprend donc chez l'adulte une masse de mésenchyme dégénéré enveloppée par une mince couche d'ectoderme.

4° *Heterakis papillosa*.

Dans la figure 107, qui représente une coupe passant par une région où se trouve l'appareil excréteur, on voit ce dernier renfermé dans un massif en forme de massue, formée d'un tissu dont l'allure de mésenchyme dégénéré rappelle tout à fait celui observé ci-dessus dans la même région. De part et d'autre, vers la base, deux petites masses se développent en s'appliquant contre ce mésenchyme. Ces deux masses sont de l'ectoderme et rappellent les proéminences ectodermiques observées de part et d'autre du mésenchyme des champs de Sclérostome. Dans la figure 108, on les retrouve avec une forme différente et on voit qu'une d'entre elles, celle de gauche, est bien en continuité avec l'ectoderme,

Enfin, dans la figure 109, où l'on ne voit plus trace de l'appareil excréteur, le mésenchyme *m* est très réduit et l'ectoderme l'enveloppe de toutes parts. Là, le mésenchyme se présente en deux masses, ce qui se rencontrait aussi dans les champs du *Dorylaimus* et du *Spiroptère*.



FIG. 107.

Cette étude de différents types nous montre les étapes successives de la différenciation des champs latéraux. Réduits à des massifs probablement mésodermiques chez les embryons, ils ont chez *Dorylaimus*, l'allure d'éléments indépendants identiques à des éléments musculaires de Cœlomaires qui n'auraient pas subi la différenciation striée. Chez le *Spiroptère*, ils ont la même allure et sont formés de deux

massifs séparés pouvant arriver à se souder l'un à l'autre, mais chacun d'eux est, par suite d'une multiplication des éléments, un véritable syncytium. Chez le *Sclérostome* équin, l'ensemble ayant pris une allure fortement mésenchymateuse, dégénère et se double secondairement d'une mince enveloppe



FIG. 108.

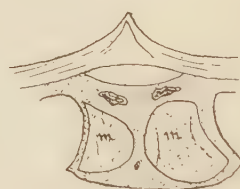


FIG. 109.

ectodermique. Enfin, chez l'*Hétérakis*, les deux cas se rencontrent : la masse mésenchymateuse tant qu'elle renferme l'appareil excréteur est déjà partiellement enveloppée d'ectoderme ; quand cet appareil cesse d'exister, elle est complètement englobée par l'ectoderme.

En résumé, les champs latéraux sont des organes d'origine

probablement mésodermique. L'ensemble des éléments qui les constituent chez l'embryon forme un mésenchyme qui dégénère plus ou moins et peut se doubler, complètement ou en partie, d'une enveloppe ectodermique seulement.

CHAPITRE XII

CAVITÉ GÉNÉRALE

La cavité générale des Nématodes est des plus particulières : limitée d'un côté par une couche mésodermique, elle l'est de l'autre par la paroi du tube digestif. Le développement des Nématodes libres montre que cette structure est chez eux définitive, mais chez les formes parasites où elle a été jusqu'à ce jour considérée comme telle, il n'en est rien. Des auteurs comme Bütschli, Hamann, Jammes se sont vainement efforcés de découvrir une lame mésodermique splanchnopleurale : la paroi du tube digestif leur est toujours apparue comme formée d'une seule couche de cellules. Ces auteurs ont étudié soit des adultes, soit des embryons à des stades ne correspondant point à celui où les phénomènes de régénération se produisent. C'est là, en effet, un stade tout particulier de la vie embryonnaire, stade qui peut se présenter plus ou moins tôt, suivant les espèces : très précoce chez l'*Ascaris megalocephala*, où il apparaît, l'embryon étant encore dans l'œuf ; il ne se rencontre que beaucoup plus tard chez le Strongle et le Sclérostome. Chez ce dernier, d'ailleurs, il paraît coïncider avec une période de la vie larvaire que je n'ai pu obtenir. Quoi qu'il en soit, le fait du remplacement de l'endoderme par des éléments nouveaux donne à la cavité générale la valeur d'un coelome. Il ne faut pas perdre de vue que les éléments du tube digestif endodermique avaient une valeur fonctionnelle beaucoup plus importante que celle des nouveaux éléments mésodermiques. En effet, l'embryon à intestin endodermique n'est point véritablement parasite : il se nourrit,

comme on peut s'en assurer, à la façon d'un Nématode libre des matières nutritives qui l'entourent et non aux dépens de son hôte. Après la formation d'un intestin secondaire, le vers se nourrit directement aux dépens de l'hôte, il prend des matériaux presque immédiatement assimilables ; les cellules de son intestin n'ont plus une fonction digestive aussi importante.

Chez les Nématodes libres et les embryons de Nématodes, l'évolution de la cavité générale est la suivante : le mésoderme disposé en une couche enveloppant l'intestin comble à peu près complètement la cavité de segmentation. Il a alors une structure épithéliale bien nette, c'est un feuillet au sens que les frères Hertwig ont attribué à ce mot. Puis cette lame mésodermique s'écarte du tube digestif laissant entre elle et lui une cavité qui est la cavité générale ; cette cavité n'est point un enterocœle et ces auteurs ont eu tort de ranger ces animaux parmi les entérocoéliens.

Chez les formes parasites, des éléments mésenchymateux se portent sur l'endoderme et s'y substituent : la cavité générale se complète ensuite par schizocœlie. Je ne crois pas qu'il faille envisager le cœlome des Nématodes libres comme un schizocœle simple, c'est plutôt un hémicœle : une cavité générale incomplète. Quant à celui des formes parasites, c'est secondairement un schizocœle. Ces derniers représentent des formes plus évoluées que les premiers. Ce cœlome a une origine franchement épithéliale et ce n'est que secondairement qu'il acquiert chez les formes parasites une allure mésenchymateuse.

La conception générale du cœlome comme une dépendance des glandes génitales telle que l'ont établie Hatschek et Mayer me paraît trouver chez les Nématodes une très sérieuse objection.

Les cellules sexuelles sont chez ces animaux différenciées de très bonne heure, elles pénètrent dans la cavité de segmentation et restent un temps très long sans évoluer. Pendant ce temps le cœlome se constitue et, chez des embryons de Rhabditis, à l'éclosion on trouve les deux cellules sexuelles plongées dans le cœlome. Chez les formes parasites, ces cellules commencent à

évoluer lorsque le coelome est complètement constitué. Sans rien préjuger de la valeur de la cavité générale, on doit reconnaître que la tendance actuelle à considérer les initiales génitales comme différenciées de très bonne heure rend la théorie de Mayer de plus en plus invraisemblable.

CHAPITRE XIII

APPAREIL GÉNITAL

L'appareil génital des Nématodes est des plus simples. Il consiste en un ou deux tubes recourbés dans le sens longitudinal un plus ou moins grand nombre de fois.

C'est dans la portion terminale que se forment les produits sexuels, tandis que la portion voisine du pore génital fonctionne comme utérus ou comme réceptacle séminal. Comme l'ont montré divers auteurs qui se sont occupés du développement des Nématodes, cet appareil est représenté de très bonne heure par une ou deux initiales placées dans la blastula. C'est ce que j'ai pu contrôler sur l'*Ascaris megalocephala*. Néanmoins chez les formes à développement plus condensé, leur distinction ne paraît point être aussi rapide.

J'ai pu observer la formation de l'appareil génital chez de jeunes Sclérostomes. La multiplication des initiales donne un tube d'abord rectiligne, puis ensuite courbé en S. Ce tube génital se développe en face de la ligne médio-ventrale en s'appuyant contre le tube digestif. J'ai représenté dans la coupe longitudinale (fig. 110), un conduit sexuel *c* aboutissant au pore génital *p*. Ce pore est limité par de grosses cellules disposées en croissant. Cette figure 110 représente l'appareil génital femelle. Jammes a admis que les deux tubes de cet appareil se formaient séparément pour se réunir secondairement. Je crois que pour le Sclérostome il n'en est rien. Un des tubes prend d'abord un grand développement en se dirigeant vers l'extrémité postérieure de l'embryon, tandis que l'autre reste réduit à quelques

cellules dont on en aperçoit une au bas de la figure. Dans la coupe suivante, à cette cellule fait suite un petit massif d'autres cellules identiques aux cellules du conduit sexuel supérieur. C'est probablement le développement de ce massif qui constitue le second tube sexuel.

Ces conduits restent pleins pendant un certain temps et sont

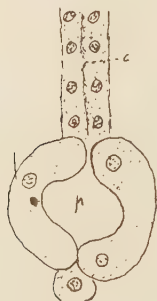


FIG. 110.



FIG. 111.

composés d'un nombre variable de cellules comme on le voit sur les figures 111 A et B. En A il y a six cellules en coupe transversale et en B deux cellules seulement.

Ce développement de l'appareil génital est toujours très tardif. Chez la larve rhabditiforme cet appareil, n'est représenté à l'éclosion que par les deux grosses cellules initiales, ces cellules se multiplient lentement et l'appareil n'acquiert son complet développement qu'après la quatrième mue.

CHAPITRE XIV

MODIFICATIONS SECONDAIRES DU TUBE DIGESTIF EN RAPPORT AVEC LA MATURITÉ SEXUELLE

Au cours de ce travail j'ai signalé la présence de phénomènes de dégénérescence graduels dans les divers tissus des Nématodes. L'ectoderme dégénère plus ou moins tôt, les muscles acquièrent des caractères de dégénérescence dont l'importance est variable suivant les espèces. Il n'est pas jusqu'au tube digestif qui ne subisse des modifications de cet ordre très importantes. Ces modifications sont en rapport avec la croissance et la maturation des produits sexuels. Elles aboutissent chez certaines espèces à une dégénérescence presque complète de l'intestin. Ces phénomènes ont déjà été signalés chez les Filaires sans toutefois que le détail en soit bien connu. Je me suis proposé de passer en revue à ce sujet un certain nombre de types. On verra que cette dégénérescence de l'intestin est un phénomène général et que son processus est des plus variés.

1° *Sclerostomum equinum*.

Chez l'embryon, l'intestin est un plasmode dans lequel on distingue de nombreux noyaux. Ces noyaux sont disposés à la périphérie externe de l'intestin. Ils sont parfaitement arrondis, avec un contenu très granuleux et ont tout à fait les caractères des noyaux des éléments mésodermiques. Chez l'adulte, l'intestin est bourré de granulations jaunes noirâtres qui donnent à

l'ensemble une teinte noire. Ces granulations sont disposées assez régulièrement à la périphérie interne, tandis qu'à la périphérie externe les noyaux sont transformés en vésicules.

2° *Sclerostomum tetracanthum*.

Chez cette espèce, des phénomènes de même ordre se produisent : des granulations noirâtres se développent en abondance, mais ici elles envahissent presque tout l'intestin.



FIG. 112.

Les noyaux ne subissent pas une dégénérescence par vacuolisation mais par fragmentation. J'ai représenté (fig. 112) un certain nombre de types de noyaux d'un intestin de ce Sclérostome, plusieurs sont en voie de division directe.

3° *Dorylaimus*.

Chez l'adulte, l'intestin se bourre graduellement de granulations jaunâtres qui envahissent tout le corps de la cellule.

4° *Rhabditis*.

Les phénomènes sont identiques. L'intestin, fortement comprimé par les organes génitaux, est de plus en plus émacié.

5° *Cucullanus elegans*.

L'intestin se conserve bourré de granulations jaune noirâtre.

6° *Spiroptera microstoma*.

L'intestin, chez cette espèce, est formé (fig. 113) d'un grand nombre de petites cellules étroitement accolées comme chez l'*Ascaris megalcephala*. A la maturité, ces cellules ne se bourrent pas de granulations, mais on les voit s'étirer et proé-

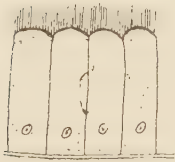


FIG. 113.



FIG. 114.

miner dans la lumière de l'intestin. En même temps elles se détachent de plus en plus par leur base de la couche chitineuse périphérique et, finalement, elles tombent dans la cavité intestinale. Cette chute des cellules n'a point lieu brusquement, elle se fait graduellement et, finalement, l'intestin n'est plus représenté (fig. 114) que par une enveloppe chitineuse à l'intérieur de laquelle on retrouve les cellules digestives dépourvues de tout contour net et formant un magma informe.

7° *Heterakis papillosa*.

Chez cette espèce les cellules intestinales ne se détachent pas de leur basale chitineuse, mais elles se fondent graduellement à l'intérieur de la cavité digestive.

Des phénomènes de dégénérescence se produisent aussi dans l'intestin antérieur.

Je représente (fig. 115), une portion de coupe dans l'intestin antérieur d'un *Cucullanus elegans* adulte. On y voit deux noyaux qui ont subi une dégénérescence vacuolaire accompagnée d'une hypertrophie nucléolaire remarquable.

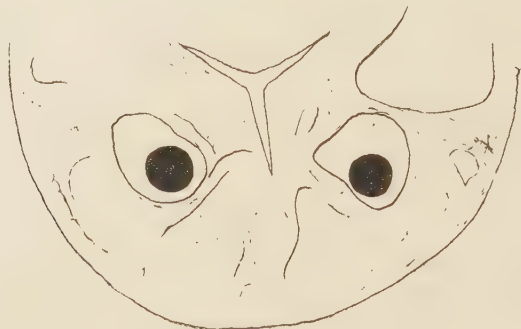


FIG. 115.

Ces faits conduisent à admettre que, chez un grand nombre de Nématodes adultes, l'appareil digestif n'est plus fonctionnel. C'est là un caractère commun à ces Nématodes et aux Gordiacés. Chez ces derniers la forme néματοïde possède un œsophage non perforé auquel fait suite un intestin à lumière bien définie. Toutefois chez le *Nectomena agile* Xerril, l'œsophage est perforé et à sa suite se trouve un intestin dont les parois s'atténuent graduellement, puis se confondent et disparaissent.

CHAPITRE XV

ANOMALIES DU DÉVELOPPEMENT

Parmi de nombreuses coupes d'œufs du *Sclerostomum equinum*, j'en ai rencontré quelques-unes qui montraient des anomalies du développement dont il m'a paru intéressant d'étudier le mode de formation et de rechercher les causes.

Ces anomalies sont de deux ordres : elles portent sur le processus de division nucléaire et sur la segmentation.

Etudions d'abord les anomalies de la division nucléaire. Elles sont extrêmement fréquentes et j'en figure ici quelques cas. Elles peuvent se produire à des stades divers du développement et coïncident avec une dégénérescence du blastomère dans lequel elles apparaissent.

Cette dégénérescence se traduit soit par la disparition plus ou moins complète de la membrane nucléaire, soit par des phénomènes de multipartition, soit encore, et c'est là, de beaucoup le cas le plus fréquemment observé, par ce fait, que dans la cellule en dégénérescence la karyokinèse fait place à la division amitotique.

La membrane nucléaire a déjà disparu dans le blastomère inférieur de l'œuf au stade trois représenté par la figure 116, blastomère où nous constatons aussi une diminution très sensible de la chromatine représentée ici par un seul granule. C'est aussi dans un œuf au stade trois que j'ai constaté la disparition complète de cette membrane nucléaire; la chromatine qui, ici, a subsisté, se

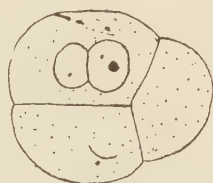


FIG. 116.

présente sous la forme de filaments épars au sein du protoplasme (fig. 117, blastomère droit), où l'on trouve encore, à côté d'une anse chromatique qui s'est isolée, une plaque de chromatine avec des rayons protoplasmiques, l'ensemble rappelant un stade de division mitotique (fig. 117, blast. gauche). Les exemples de multipartition sont nombreux, j'aurai l'occasion d'en signaler tout à l'heure un grand nombre



FIG. 117.



FIG. 118.

dans des cellules où l'amitose a remplacé la karyokinèse. Je me borne ici à attirer l'attention sur la tripartition par voie mitotique que j'ai observée dans un œuf au stade deux (fig. 118).

L'amitose enfin est extrêmement fréquente dans les blastomères en dégénérescence.

La figure 116 montre dans le blastomère supérieur une division directe du noyau par étirement et contraction de la mem-



FIG. 119.



FIG. 120.

brane nucléaire. J'ai même observé et dessiné (fig. 119 et 122) des tripartitions directes au sein d'un blastomère, comme je l'ai

d'ailleurs fait remarquer déjà ; la multipartition n'est pas rare dans les cellules en voie de dégénérescence, souvent les noyaux-filles issus d'une première division directe, se redivisent à leur tour amitotiquement et c'est ainsi que s'expliquent des aspects



FIG. 121.



FIG. 122.

tels que ceux que j'ai représentés dans les figures 120 et 121 où l'on voit dans un même blastomère quatre ou sept noyaux.

Ces figures et aussi la figure 122 nous montrent de façon très nette que cette fragmentation du noyau s'accompagne souvent d'une vacuolisation du protoplasme. J'ai retrouvé ce même



FIG. 123.



FIG. 124.



FIG. 125.

phénomène dans un œuf (fig. 123) dont l'état dégénéré était bien accusé par la disparition de la chromatine en granules épais au sein du cytoplasme.

Parfois enfin j'ai rencontré dans mes coupes des formes anormales telles que celles des figures 124 et 125. Dans le premier cas, le noyau est intact au moins en apparence et le protoplasme offre trois grosses digitations, dans le second, chacune

des digitations, beaucoup plus nettement individualisées d'ailleurs, renferme un granule de chromatine.

Tels sont les principaux types d'anomalies que j'ai observées en ce qui concerne la division nucléaire, ces troubles coïncident toujours avec la dégénérescence du blastomère dans lequel on les rencontre.

Des cas de divisions nucléaires, anormales ou non, sans division protoplasmique ont déjà été constatés sur les œufs d'Echinodermes par Löb 1895, Norman 1896, etc. Des œufs d'*Arbacia* placés dans de l'eau de mer, à laquelle on ajoute du chlorure de magnésium montrent nettement ce phénomène. Tous ces faits prouvent bien que, conformément aux idées de Driesch, le noyau est plus résistant aux agents nocifs que le cytoplasme.

Je passe maintenant à l'étude des anomalies dans la segmentation qui sont de beaucoup les plus intéressantes.

J'ai pu en observer sur coupes un assez grand nombre, leur étude, jointe à celle de matériaux vivants, m'a permis d'aborder la question du tropisme de l'œuf des Nématodes.

Les figures 126 et 127 représentent un mécanisme de seg-



FIG. 126.



FIG. 127.

mentation épibolique consécutif à un avortement de blastomères. Dans la figure 126, le noyau du blastomère inférieur a subi une tripartition, quant au blastomère supérieur, il s'est divisé normalement en donnant un massif de cellules. Dans la figure 127 le blastomère inférieur s'est tout entier divisé en deux,

Le blastomère supérieur a donné un amas de cellules que l'on voit en pleine multiplication par voie mitotique.

Dans la figure 128, on voit sur la droite un gros blastomère avorté, le reste est composé d'un ensemble de cellules



FIG. 128.



FIG. 129.

ressemblant tout à fait aux cellules ectodermiques d'un embryon normal et qui forment un massif allongé dont l'ensemble rappelle le stade du développement normal où la larve commence à posséder un bulbe pharyngien.

La figure 129 montre vers le haut un massif de petites cellules qui sont à n'en pas douter des cellules ectodermiques; au-dessus s'étend une masse en dégénérescence dans laquelle on distingue encore trois noyaux dont un représenté par sa membrane et les deux autres par leur membrane et leur nucléole.

Appliquées sur ce massif, on voit quatre grosses cellules à contours bien définis, pourvues d'un noyau sphérique avec un gros nucléole rond entouré de quelques granules chromatiques. Ces caractères des noyaux et l'aspect de ces cellules caractérisent des cellules endodermiques qui se sont développées en toute indépendance au point où s'est trouvée leur initiale.

Dans la figure 130, on voit sur la gauche, un gros blastomère avorté et au centre un massif de cellules endodermiques ayant absolument la disposition qu'elles auraient dans un embryon normal. Sur elles et, sur un gros blastomère avorté s'étendent de petites cellules ectodermiques.

Dans la figure 131, la disposition est différente, l'embryon est recourbé, toute la moitié inférieure est formée de cellules

ectodermiques et la moitié supérieure en grande partie de cellules endodermiques que les premières ne recouvrent pas. Vers la jonction on voit des restes de blastomères avortés. C'est un état à peu près identique que l'on retrouve dans la figure 132, sauf toutefois que c'est la postérieure qui est avortée.



FIG. 130.



FIG. 131.

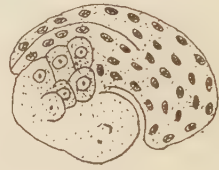


FIG. 132.

La figure 133 est plus intéressante encore, on voit vers la gauche un gros blastomère avorté, à ce blastomère fait suite un endoderme normal formé de deux rangées de cellules, puis vient l'ectoderme qui, d'abord élargi à sa base, se rétrécit en se retournant vers le haut. A cet ectoderme font suite trois cellules plus grosses à contours bien définis. Leur noyau est

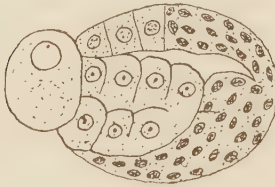


FIG. 133.



FIG. 134.

arrondi, à contenu granuleux, elles rappellent tout à fait les cellules mésodermiques de l'embryon normal. Dans cet œuf, les trois feuillets germinatifs sont donc représentés.

Dans la figure 134, on voit vers le bas un gros blastomère avorté, au centre cinq grosses cellules endodermiques et tout le reste est constitué par de petites cellules ectodermiques. La

disposition de ces cellules ectodermiques est des plus intéressantes : latéralement elles délimitent une cavité qui correspond à la portion antérieure de la cavité générale de l'embryon normal, mais au centre elles ont proliféré à partir de l'extrémité antérieure pour donner un massif cylindrique de cellules arrivant jusqu'au contact de l'endoderme.

Dans la figure 135, le blastomère avorté occupe la même position. L'endoderme a acquis un plus grand développement et forme un cylindre à deux rangs de cellules déjeté sur le côté. L'ectoderme occupe la même position que précédemment mais, fait très curieux, le cylindre de cellules ectodermiques qui s'avancait au contact de l'endoderme s'est renflé et a pris une forme ovale. Cet état est la reproduction rigoureuse de ce qui se passe dans l'embryon normal au stade de formation du bulbe. A ce stade l'œsophage proprement dit est très court et toute la prolifération ectodermique antérieure qui sert à former l'intestin antérieur se renfle pour constituer le bulbe. Il en est de même dans l'œuf anormal. Ces faits viennent à l'appui de ceux que j'ai développés plus haut et relatifs à l'origine entièrement ectodermique de l'intestin antérieur. J'ai démontré cette origine par l'étude du développement normal, celle de développements anormaux la contrôle.



FIG. 135.

Quelle est l'origine de ces œufs à développements anormaux ? Les anomalies signalées plus haut sont dues à l'action de troubles asphyxiques entraînant la mort de certains blastomères et non celle des blastomères voisins. Il suffit, pour les produire artificiellement, de prendre des individus femelles de *Sclérostomes* que l'on enferme avec un peu de fumier de cheval dans un petit flacon fermé. Le tout est abandonné ainsi pendant trois jours. Au bout de ce temps les *Sclérostomes* sont morts et si on les ouvre on trouve dans leur utérus, à côté d'un petit nombre d'œufs absolument normaux, un grand nombre d'œufs complètement morts incapables de tout développement et enfin un

très grand nombre d'œufs qui n'ont subi qu'une asphyxie partielle et vont se développer anormalement. Un fait que l'on constate toujours à la suite de cette asphyxie, c'est l'extraordinaire rapidité du développement des œufs restés indemnes. Ces œufs qui, normalement, mettent une semaine pour évoluer, se segmentent très vite, les embryons sont complètement formés et éclosent en deux jours.

J'attribue une même origine aux œufs anormaux observés dans des utérus pris sur le vivant. Je crois que leur fréquence résulte d'une accumulation excessive de ces œufs dans l'utérus. Cette accumulation entraîne des troubles respiratoires d'où résulte la mort de certains d'entre eux. On constate d'ailleurs un phénomène identique chez des Rhabditis : chez ces formes, lorsqu'elles sont vivipares, et que l'éclosion a lieu dans l'utérus, on voit un grand nombre d'œufs à un stade peu avancé périr rapidement. Je crois que l'on peut voir, dans cet état morbide, des œufs dans l'utérus maternel, un caractère de plus ou moins complète adaptation à la viviparité. Chez le Rhabditis à l'état vivipare, les œufs asphyxiés périssent, on ne trouve pas d'œufs à développement partiel. Chez le Sclérostome équin l'adaptation à la viviparité est plus grande : quelques œufs périssent, d'autres subissent un développement partiel et, enfin, chez les Filaires il n'y a plus d'œufs abortifs sous aucun état. Au cours de l'acquisition de la viviparité, on doit admettre que les rapports entre les dimensions de l'utérus et le nombre des œufs sont devenus de plus en plus tels que ceux-ci puissent trouver des conditions de respiration suffisantes à leur complet développement.

On doit d'autre part admettre que chez le Sclérostome équin les divers blastomères ont de très bonne heure une grande indépendance relative. J'ai montré en effet que l'asphyxie pouvait agir à un stade quelconque du développement sur des blastomères quelconques, depuis le stade deux jusqu'à des stades avancés. Cette indépendance n'existe pas d'ailleurs chez des formes rigoureusement vivipares comme les Spirop-

tères où l'on a vu que les blastomères mettaient très longtemps à se bien nettement différencier ; il est probable que chez ces espèces, l'obtention d'embryons incomplets ne serait pas possible.

Quelle est la destinée des œufs partiellement abortifs ? J'ai représenté dans les figures 136 et 137 deux de ces œufs isolés et cultivés en gouttes suspendues. Dans la figure 136, on voit un embryon recourbé sur lui-même et, accolé contre lui, un gros blastomère avorté. L'intestin est partiellement différencié et l'embryon offre même un début de mue. Il se meut légèrement dans sa coque.

Dans la figure 137, l'embryon est couché sur un massif de blastomères avortés.

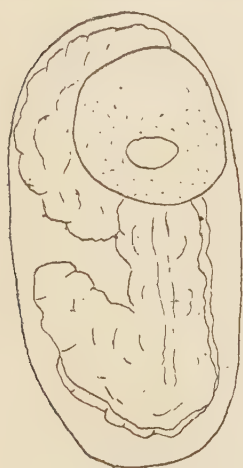


FIG. 136.



FIG. 137.

Son extrémité antérieure *a* correspondante à tout l'intestin antérieur est complètement et normalement formée. Quant au reste du corps, il comprend un massif allongé de cellules mal différenciées et sur la nature desquelles le simple examen extérieur ne permet pas de se prononcer. L'extrémité antérieure se meut avec une grande activité et paraît avoir tout à fait la constitution de l'extrémité antérieure d'un embryon normal à un stade proche de l'éclosion. Ces œufs et un grand nombre d'autres, conservés en culture, ne m'ont jamais donné d'éclosions : les embryons incomplets périssent dans leur coque. Si on ouvre des utérus ayant subi

l'asphyxie et qu'on conserve tous les œufs dans un petit récipient avec une mince couche d'eau, on constate qu'un certain nombre d'entre eux éclosent, donnent des larves normales, tandis que ceux qui contiennent des blastomères avortés meurent sans qu'il y ait d'éclosions. Les conditions de milieu étant les mêmes, je crois que l'expérience permet de conclure à l'impossibilité pour ces héli-embryons de se compléter et de donner des larves rhabditiformes normales.

1° L'œuf des Nématodes dans les conditions expérimentales ci-dessus est anisotrope.

2° Cet anisotropisme est indépendant du stade de la segmentation où se produit la disparition d'un ou plusieurs blastomères.

3° Les divers blastomères d'un même œuf de Nématode n'offrent pas une égale résistance à l'asphyxie.

Boveri puis Zoja avaient déjà tenté d'obtenir des développements de blastomères isolés chez l'*Ascaris megalocephala*, mais ni l'un ni l'autre n'y étaient parvenus : la présence d'une coque résistante rend, en effet, l'emploi des méthodes ordinaires à peu près impossible. Ces méthodes sont celles par piqûre de blastomères utilisée par Chabry (1867) et Roux (1888), celle par ligature utilisée par Herlitzka (1895), celle par agitation des œufs et séparation consécutive des blastomères employée par Haeckel puis Driesch (1892, 1893, 1895), et enfin celle par emploi de solutions salines entraînant des actions osmotiques ou deshydratantes susceptibles de séparer les blastomères les uns des autres (Bataillon).

La méthode par asphyxie que j'ai employée montre d'abord que les divers blastomères d'un même œuf n'offrent pas une égale résistance à l'asphyxie, ce qui indique déjà que ces divers blastomères ne sont pas, au point de vue physiologique, d'une équivalence rigoureuse. D'où provient cette asphyxie? Dans les conditions où je me suis placé je crois qu'elle est due surtout à la présence de gaz délétères fournis par la putréfaction des matières organiques environnant les

œufs. Je ne crois pas que l'acide carbonique puisse seul en être la cause ; Haliez a d'ailleurs montré que des œufs d'*Ascaris* peuvent vivre pendant quatre semaines dans l'acide carbonique. Peut-être devrait-on rapporter à une cause asphyxique analogue un certain nombre de cas de tératogenèse observés dans des sacs ovigères ou des amas d'œufs isolés et attribués généralement à la seule action de la pression réciproque.

Dans toutes les recherches de tératogenèse, il y a lieu de tenir compte des procédés opératoires, comme le montrent bien les résultats contradictoires obtenus par deux méthodes différentes sur les œufs de même espèce. D'une façon générale, les méthodes (agitation; constriction, variations de pression osmotique), qui ont pour résultat de séparer les blastomères sans en léser aucun, donnent des résultats en faveur de l'isotropisme de l'œuf, les méthodes (piqûre) dans lesquelles un blastomère tué est laissé au contact des autres donnent des résultats en faveur de l'isotropisme. Toutefois, il n'y a là rien d'absolu.

En secouant des œufs, Haeckel chez les Siphonophores et Driesch chez les Echinodermes, ont isolé des blastomères qui leur ont donné des embryons entiers. Herlitzka, en faisant une ligature entre les deux premiers blastomères, obtint des embryons doubles de Triton. Des embryons doubles ont été également obtenus par Schultze (1893), Hertwig (1893), Löb (1895), Wilson (1892-1893), Bataillon, etc.

En détruisant un blastomère par piquûre, Chabry (1887) chez les Ascidies et Roux (1888), chez les Amphibiens, obtiennent des héli-embryons dont certains peuvent se compléter par post-génération. Fischel chez les Cténophores, Endres et Walter chez les Rana arrivent aux mêmes résultats. Crampton (1896), chez un Gastéropode du genre *Ilyanassa* constate que des blastomères isolés ne donnent jamais que ce qu'il devraient donner dans l'œuf normal : il n'y a pas de post-génération.

De ce rapide exposé des principaux faits actuellement

connus, l'on peut constater que la question du tropisme de l'œuf est riche en résultats contradictoires. Son étude a conduit à deux théories :

1° Celle de Roux et Weissman qui considèrent le développement comme résultat de divisions nucléaires qualitatives inégales. La segmentation a pour but de séparer dans des blastomères distincts les idioblastes nécessaires pour déterminer leur différenciation. L'existence de plasmas ancestraux dans toutes les cellules intervient pour expliquer les phénomènes de régénération ;

2° Celle de Driesch qui admet que l'œuf est identique à lui-même dans toutes ses régions : la différenciation se fait, grâce à l'action de l'ensemble, sur chaque partie et grâce à l'action des causes extérieures.

Cette dernière théorie est aujourd'hui adoptée par un grand nombre d'auteurs. Les actions réciproques des divers blastomères consistent en tropismes dont Herbst a montré toute l'importance. Quant à l'action des causes extérieures, elle est indéniable : Herbst en faisant varier les conditions osmotiques par l'addition de sels de lithine, obtient chez des Echinodermes la suppression de l'invagination gastrulaire. Driesch, dans une série remarquable d'expériences, fait varier la température et obtient avec des œufs d'Echinides des exogastrula : l'invagination gastrulaire se transforme en une évagination.

A la suite de ses recherches sur l'Amphioxus, Wilson est amené à une théorie qui cherche à concilier celle de Driesch et celle de Roux. Pour lui, la différenciation est graduelle : elle est incomplète aux stades deux et quatre, ce qui explique l'obtention d'embryons entiers avec des blastomères isolés à ces stades. Elle est complète à partir du stade huit d'où l'obtention seulement de portions avec des blastomères isolés à ce stade ou à des stades plus avancés. L'examen de l'œuf de Nereis le conduit à admettre que la cause immédiate de la différenciation réside dans le cytoplasme et non dans la dis-

tribution des noyaux, et leur division, ainsi que l'avait déclaré Hertwig à la suite des recherches de Roux et de Pflüger. L'étude comparée de la segmentation dans les œufs de Polychètes et d'Annélides chez qui elle est identique lui montrent que des groupes de blastomeres ayant même origine ne subissent pas la même différenciation.

L'étude du développement des Nématodes nous a montré une différenciation extrêmement hâtive d'initiales, c'est-à-dire d'éléments ayant une destinée rigoureusement précise. Dès le stade deux, cette différenciation existe et les divers éléments de la blastula montrent une prédestination bien nette. Si une cause quelconque entraîne la destruction d'un ou plusieurs blastomeres, cette destruction se traduit chez l'embryon par l'absence des feuillet, organes ou régions correspondant à ces blastomeres. Dans la coupe représentée (fig. 128), les éléments dérivés d'initiales ectodermiques existent seuls, dans la coupe (fig. 132), on voit des éléments dérivés des initiales ecto et endodermiques et enfin dans la coupe (fig. 133), on voit des éléments dérivés des initiales des trois feuillet. Sans rien vouloir préjuger ici de la valeur même des feuillet, il est permis de constater que chez les Nématodes, où il sont différenciés de très bonne heure, la disparition de leurs initiales entraîne leur disparition définitive. L'œuf des Nématodes se comporte à ce point de vue comme celui des Gastéropodes; il n'y a pas de post-génération. La figure 133 montre en outre que la suppression d'une initiale dans un groupe n'entraîne que la disparition de la portion de feuillet correspondante. On retrouve des faits analogues de différenciation hâtive dans le développement des Annélides et des Géphyriens. L'étude de la segmentation chez les Nématodes, les Annélides, les Géphyriens et les Gastéropodes montre l'existence incontestable d'une cause déterminante interne puisque dès le stade de deux blastomeres la différenciation existe. L'apparition hâtive de l'initiale génitale dans la plupart des groupes vient à l'appui de cette hypothèse.

Que des tropismes ou des causes extérieures puissent agir ensuite, cela est possible, mais encore faut-il remarquer que les larves obtenues par Herbst (1896) et par Driesch ne sont que des monstruosités non viables. Intéressantes au point de vue tératologique, elles n'ont, au point de vue de l'ontogénèse, que la valeur d'anomalies.

Quant aux embryons complets, obtenus avec des blastomères isolés, je crois que la méthode employée peut être la cause même de leur production. Ces méthodes, agitation, pression, etc.) peuvent entraîner des échanges entre blastomères voisins et peut-être même des modifications chimiques. J'ai montré par l'étude du *Spiroptera microstoma* l'existence de stades de fusion entre blastomères et, j'ai montré aussi qu'il n'y avait aucune raison de les considérer avec Brooks (1880) et Hallez comme des stades de fusion simplement apparente. Si on admet que les facteurs déterminants de la différenciation peuvent résider dans le cytoplasme et, en cela, on ne fait que revenir aux anciennes idées de His auxquelles se sont ralliés depuis beaucoup d'auteurs (Wilson, Whitman, etc.), il est possible que par ces méthodes des échanges soient occasionnés avant la séparation des blastomères. L'hypothèse de l'existence des facteurs de l'évolution dans le cytoplasme est fortement appuyée par les recherches de Driesch et de Morgan (1895), sur les œufs de Cténophores. Ces auteurs, sans atteindre le noyau, enlèvent une portion de l'œuf non segmenté et constatent chez l'embryon l'absence de régions correspondantes aux régions cytoplasmiques enlevées. Par les méthodes de Chabry et par la mienne, les blastomères peuvent garder toute leur individualité et, dès lors, ils ne fournissent que des portions d'embryons.

En résumé, je crois que l'anisotropisme est la loi générale du développement de l'œuf des Nématodes et que ce dernier renferme en lui-même tous les facteurs de son évolution. Des causes extérieures agissant sur lui peuvent entraîner des anomalies ; ces anomalies ne sont susceptibles de prendre le

caractère d'acquisitions nouvelles que lorsque la segmentation est très avancée et l'individualisation des blastomères suffisamment atténuée. Quant aux cas d'isotropisme, je crois qu'ils peuvent s'expliquer par des modifications internes consécutives aux traumatismes exercés sur l'œuf. Je pense avec Weisman, Roux, Nusbaum, etc., que la raison et la condition du développement de l'œuf résident dans l'œuf lui-même et non qu'elles lui sont étrangères comme l'admet Hertwig.

En ce qui concerne les théories de Roux et de Driesch, je reproche à la première d'être beaucoup trop restrictive et à la seconde de vouloir faire jouer à des causes secondaires un rôle trop important. Je crois qu'il faut rechercher les causes de la différenciation des organismes dans l'œuf lui-même. L'analyse de ces causes internes est encore à faire, il en est de même, d'ailleurs, de celle des causes mécaniques invoquées par Driesch. Aux tendances à tout ramener en l'état actuel de la science à quelques causes simples, je crois qu'on ne saurait mieux répondre que par la phrase de Bergh : « Les phénomènes de la vie sont infiniment variés et ne se laissent pas enfermer en deux ou trois schémas construits à la hâte d'après un petit nombre de faits. »

CHAPITRE XVI

LE DEVELOPPEMENT DES NÉMATODES ET LA THÉORIE DES FEUILLETS

Acceptée unanimement comme base de l'embryologie générale, la théorie des feuillets est, depuis quelques années, l'objet de critiques nombreuses. Ces critiques ont conduit les auteurs à attribuer au mot de feuillet un sens de plus en plus général.

Les frères Hertwig définissaient un feuillet : « toute couche de cellules embryonnaires disposées à la façon d'un épithélium et servant à délimiter une grande cavité du corps ; les deux feuillets moyens se forment à la suite du développement du coelome : du coelentéron procèdent par évagination, deux sacs coelomiques qui pénètrent entre les deux feuillets primordiaux. »

Ces auteurs distinguaient nettement le mésoderme du mésenchyme qui provient de cellules issues isolément de l'un ou de l'autre des deux feuillets primordiaux. Cette distinction n'est point admise par Roule. V. Faussek (1900) définit un feuillet : « un complexe cellulaire différencié dans l'embryon, avant ou pendant la segmentation. » C'est là une définition très générale, qui cadre bien avec tous les cas et que pour ma part, je suis pleinement porté à admettre, après l'étude que j'ai faite du développement des Nématodes où l'on voit bien la différenciation primitive des feuillets sous forme de massifs cellulaires. Chez ces animaux on trouve, en effet, à l'origine, un certain nombre de complexes cellulaires, parfaitement définis. Le complexe mésodermique est aussi bien défini que les

complexes endo- et ectodermiques. Si, partant de cette notion si nette du mésoderme chez les Nématodes, on cherche à l'étendre aux autres groupes, on est conduit à la conception générale de ce feuillet. Chez les Nématodes il dérive toujours d'une cellule mésoendodermique initiale, qui se divise en deux, soit dans la blastula, soit après la gastrulation.

Si l'on suppose un retard, de plus en plus grand dans sa différenciation, on est conduit au cas général de la différenciation du mésoderme en tant que complexe cellulaire dans les groupes où l'apparition de ce feuillet est plus tardive.

Si l'on admet cette définition du feuillet, l'étude du développement des Nématodes conduit à admettre l'existence d'un quatrième feuillet, aussi bien défini que les trois autres : le feuillet génital. Il répond de la façon la plus parfaite à la définition donnée par Faussek : c'est un complexe cellulaire défini de très bonne heure, avant le complexe mésodermique lui-même. Son évolution ultérieure est en tous points identique à celle de l'un quelconque des feuillets germinatifs : comme l'ectoderme, l'endoderme ou le mésoderme, il est, pendant un certain temps, à l'état de massif d'initiales. L'ectoderme prend le premier l'aspect d'un feuillet, au sens d'Hertwig, puis l'endoderme et enfin le mésoderme. Ces deux derniers feuillets restent plus ou moins longtemps, suivant les espèces, représentés par leurs initiales. Les initiales du feuillet génital restent très longtemps en cet état, qui est celui de complexe cellulaire et ce n'est que chez l'embryon déjà bien développé, qu'il tend à acquérir ses caractères définitifs. Cette conception d'un feuillet germinatif génital est susceptible d'être étendue à d'autres groupes : toutes les recherches faites sur les origines de l'appareil génital tendent à établir, que partout, sa différenciation est très précoce : je rappellerai le cas des Insectes (*Chironomus*) étudiés par Balbiani (85), puis par Ritter (90), où les initiales génitales sont différenciées de très bonne heure dans l'œuf en segmentation. Chez les Aranéides et les Mollusques, l'ébauche génitale est aussi très précoce. Chez les Vertébrés, Nussbaum (80) a

montré que son origine était indépendante de l'épithélium péritonéal.

Ainsi donc, aux trois feuillets, ecto-, endo-, mésodermiques, s'en ajoute chez les Nématodes un quatrième, le feuillet génital. Ce n'est pas tout. La différenciation, très hâtive d'un complexe cellulaire destiné à former le système nerveux, conduit à admettre aussi un feuillet nerveux, l'existence d'une initiale pour l'appareil excréteur, fait admettre un feuillet excréteur. Dans cet ordre d'idées, il est probable que l'étude détaillée de la segmentation, chez un grand nombre de formes, conduira à admettre un nombre de feuillets considérable et variable, selon les groupes.

La notion de feuillet étant ramenée à celle de complexe cellulaire, que représentent ces complexes cellulaires? Pour Brøms, les feuillets sont destinés à former des organes, ils ont une valeur purement physiologique. La notion d'ectoderme se trouve liée étroitement à celle de protection, la notion d'endoderme à celle de digestion. A cela, il est facile de répondre que les feuillets n'ont pas toujours cette valeur physiologique : l'ectoderme, par exemple, a très souvent un rôle digestif (glandes salivaires, etc.).

La valeur des feuillets est purement morphologique : leur valeur physiologique n'est qu'un caractère secondaire, apparaissant plus ou moins tôt.

Chacun des feuillets donnant une catégorie d'organes, on a été conduit à leur attribuer une spécificité organogénique. Contre cette manière de voir, l'on peut invoquer un grand nombre de faits que je vais rapidement passer en revue. Ces faits se rangent en deux groupes : 1^o des phénomènes de régénération et de bourgeonnement ; 2^o des phénomènes particuliers d'ontogenèse.

1^o Régénération et bourgeonnement.

Les cas de régénération et de bourgeonnement, ayant pour résultat la formation d'êtres ou d'organes, sans l'intervention d'un feuillet qui, primitivement, existe chez ces êtres ou entre dans la constitution de ces organes, sont très fréquents. Chun (92), chez des Méduses du genre *Rhatkea*, a signalé la formation d'un bourgeon purement ectodermique. Chez les Annélides, où les cas de régénération sont fréquents, les feuilletts peuvent se substituer l'un à l'autre. Ces faits sont particulièrement évidents chez les Ascidies, où des organes très importants, formés aux dépens d'un feuillet déterminé peuvent se régénérer aux dépens d'un autre feuillet. Des faits analogues sont connus chez les Bryozoaires, les Turbellariés, etc. Je n'entrerai pas dans le détail de ces phénomènes, qui ont déjà fait l'objet de travaux nombreux, dont nous ne retiendrons que le fait de la substitution possible d'un feuillet à l'autre au cours de la régénération et du bourgeonnement.

2^o Phénomènes particuliers d'ontogenèse.

Chez une Planaire du genre *Discocælis*, Lang a montré que l'endoderme formé de quelques grosses cellules riches en vitellus ne tardait pas à dégénérer pour être remplacé par d'autres éléments. Un fait analogue se rencontre chez divers Gastéropodes : *Nassa*, *Fusus*, etc. Brauer (1894), a signalé chez le Scorpion la dégénérescence des éléments endodermiques. Reichembach (1877-1885), chez *Astacus fluviatilis* a montré que l'intestin endodermique dégénérerait rapidement pour être remplacé par d'autres éléments se développant à sa surface. Chez les Insectes, les travaux de Heymons (1895), Lécaillon (1898), ont fait connaître la disparition de l'intestin moyen et sa reconstitution aux dépens d'ébauches ectodermiques. Chez les Loligo,

Faussek (1900), a montré que l'intestin moyen se reformait aux dépens du mésoderme. J'ai moi-même montré que l'intestin chez les Nématodes parasites est reconstitué par des éléments d'origine probablement mésodermique.

Tous ces faits viennent à l'encontre de la théorie de la spécificité organogénique des feuillettes, mais jusqu'à quel point atteignent-ils leur spécificité morphogénique ?

Les faits de régénération et de bourgeonnement montrent qu'un même organe peut se constituer aux dépens de cellules issues d'un feuillet quelconque et qu'un bourgeon peut se former aux dépens d'un seul feuillet germinatif. Schultze interprète ces faits en admettant l'existence d'un matériel de cellules indifférenciées destinées à intervenir lors des phénomènes de régénération ou de bourgeonnement. Pour Caullery (1895), le bourgeonnement et la régénération n'ont rien à voir avec le développement embryonnaire. Les premiers constituent des épiphénomènes dont la diversité n'atteint en rien la théorie des feuillettes. C'est là une opinion que je suis tout à fait porté à admettre. Je crois qu'il ne faut point attribuer aux feuillettes germinatifs une valeur morphologique absolue. Au cours du développement, il n'est point rare de voir certains éléments, tels que ceux du tissu conjonctif, avoir, suivant les stades des caractères et des rôles très différents. Pas plus dans un feuillet que dans un tissu, on ne doit admettre que les diverses cellules sont, par le fait même de leur groupement, rigoureusement liées les unes aux autres. Ces cellules, en vertu de caractères héréditaires, ont une vie propre dont la première tendance est la conservation de la forme de l'individu : toute cellule de métazoaire a, avant tout, une certaine capacité morphogénétique. Cette capacité est développée à son plus haut degré dans les éléments du feuillet génital, mais il ne faut pas perdre de vue que ces éléments ne subissent, au cours du développement, aucune différenciation ou adaptation secondaire, comme les éléments somatiques. De même que l'ovule possède en lui-même toutes les tendances nécessaires à la conservation de

l'espèce, de même une cellule quelconque d'un organisme possède en elle-même les qualités nécessaires à la conservation de la morphologie de l'être auquel elle appartient, de là la tendance à la conservation des formes : à la régénération. Cette tendance est plus ou moins développée selon que les éléments ont subi des différenciations secondaires plus ou moins importantes.

J'ai établi au début deux catégories de faits montrant la substitution des feuilletés les uns aux autres, les faits de régénération et bourgeonnement d'une part, ceux d'ontogenèse, d'autre part. A vrai dire, ces deux groupes n'ont qu'une valeur didactique ; il n'y a pas là deux ordres de phénomènes différents. La régénération a pour résultat la reformation, soit d'un individu nouveau, soit de portions d'individus ; ces portions d'individus sont plus ou moins importantes, peuvent se réduire à des organes dont la reconstitution a lieu soit chez l'adulte, soit chez l'embryon : ce dernier cas est celui des Nématodes. Maintenant ces organes qui disparaissent pour être remplacés peuvent être plus ou moins développés : chez l'embryon de Nématode, c'est sur un intestin complet que porte la régénération ; chez l'Astacus, c'est sur l'intestin d'un embryon encore dans l'œuf, chez le Scorpion, cet intestin est en voie de formation et, enfin, chez certains Mollusques ou Planaires, il est encore réduit à quelques blastomères. Mais il n'y a là qu'une simple accélération dans le phénomène, accélération due à un retard dans le développement : ce retard est lié à la plus ou moins grande quantité de vitellus.

Si l'on examine ce qui se passe dans l'embryon de Nématode, on voit des cellules du mésoderme se détacher, venir se grouper sur l'intestin primitif endodermique et finalement former un nouvel intestin à la suite de la dégénérescence du premier. Ce fait est absolument identique à celui qui se produit chez les Vertébrés, lors du remplacement de la corde dorsale par les vertèbres, des cellules issues de la plaque intermédiaire (mésoderme) se portent sur la corde dorsale (endoderme) axe

squelettique primitif, l'entourent et finalement donnent un axe squelettique de seconde formation. Ce n'est point là la formation d'un organe nouveau ; c'est simplement la reformation d'un organe, c'est une régénération. Cette régénération se fait dans ce cas par l'intervention du mésoderme, dans d'autres cas elle se fera par l'intervention d'un autre feuillet ou même de deux autres feuillets. Si chez un vertébré, nous voyons la corde dorsale se former tout d'abord aux dépens de l'endoderme, nous sommes en droit, en l'état actuel de nos connaissances, d'en conclure, que chez tous les Vertébrés de cette espèce, la notocorde aura la même origine. Il n'y a pas d'exemple de la formation primitive chez des êtres de la même espèce, d'un même organe, ce mot étant pris dans son sens morphologique, aux dépens de feuillets différents. Cela est particulièrement net dans les groupes à caractères primitifs ; dans ces groupes, les Thysanoures, par exemple, la théorie des feuillets s'applique toujours intégralement. Si parfois, dans deux espèces relativement voisines, on voit un même organe avoir deux origines différentes, c'est que dans l'un des cas, une condensation embryogénique vient voiler l'origine primitive.

En résumé, je ne crois pas qu'il faille accorder aux feuillets pris dans le sens général, que leur attribue l'aussek, une spécificité absolue. Aux partisans de cette spécificité, je répondrai que ce n'est point trois feuillets qu'il faut admettre, mais un bien plus grand nombre. La différenciation hâtive des cellules sexuelles conduit à admettre un feuillet génital qui, dans bien des groupes, est encore plus nettement différencié que le feuillet mésodermique lui-même. On sera aussi entraîné à considérer un feuillet nerveux et pour le moins probablement autant de feuillets que d'organes. Dans certains groupes mêmes, tels que les Nématodes (Hallez), les Hirudinées (Whitmann) etc., où l'ectoderme dérive de plusieurs ébauches, il faudra admettre plusieurs feuillets ectodermiques. Dans ces conditions, la notion de feuillet perd toute importance. S'en suit-il

que la théorie des feuillets doive être complètement rejetée ? Je ne le pense pas, car de même que la notion d'espèce, si contraire au fondement même de sciences biologiques, est indispensable à ces sciences, de même la théorie des feuillets doit être conservée en toutes circonstances, comme un moyen précieux de se repérer au milieu des phénomènes si souvent complexes de cette science. J'irai même plus loin ; à côté de cette valeur didactique incontestable, on doit, à mon avis, lui reconnaître une valeur profondément scientifique et je ne saurais admettre avec Saint-Rémy, qu'on ne peut voir dans les feuillets des documents pour une théorie phylogénétique.

Sans doute, la théorie des feuillets telle que l'ont conçue Hæckel, Ray Lankester, etc., ne trouve point son application intégrale chez un grand nombre de formes ; j'ai contribué moi-même en montrant la disparition de l'endoderme larvaire chez les Nématodes parasites à le démontrer. Je dirai même qu'en général elle est insuffisante. Mais il ne faut pas perdre de vue, et mes recherches aussi bien que celles de tous les embryologistes le prouvent, que la théorie des trois feuillets s'applique parfaitement à l'embryologie des types primitifs. Ce n'est qu'à la suite de différenciations secondaires, en rapport avec l'évolution, que les feuillets ont graduellement perdu tout caractère spécifique. C'est chez les formes les plus différenciées qu'ils sont les moins nets. Je crois donc qu'il faut admettre à l'origine une spécificité des feuillets, mais qu'il ne faut songer à les retrouver que chez les types très primitifs et non point chez tous les types évolués comme on a été tenté de le faire jusqu'ici. Chez ces derniers, on doit considérer les faits de substitution d'un feuillet à l'autre, au cours de l'ontogenèse, comme des épiphénomènes.

CHAPITRE XVII

AFFINITÉS DES NÉMATODES

La position systématique des Nématodes a été envisagée de façons très diverses. Un grand nombre d'auteurs, Ganin, Hallez, Jammes, Roule, ont émis des hypothèses en faveur de rapprochements que ne justifient pas le peu d'importance et le petit nombre des caractères invoqués.

En 1876, se basant sur son embryologie du *Cucullanus elegans*, Bitschli concluait à la parenté des Nématodes et des Chœtognathes; ce rapprochement reposait sur des caractères d'identité dans le mode de gastrulation, de formation de l'intestin et d'évolution du mésoderme. Mes recherches ont montré que rien dans le développement du *Cucullanus elegans* et des Nématodes en général ne venait à l'appui de cette opinion de Bütschli. La même année, Bitschli, à la suite de ses recherches sur le genre *Chœtonotus* était conduit à rapprocher le groupe que forment, d'après lui, les Nématodes et les chœtognathes de l'embranchement des Arthropodes. Cette idée semble avoir prévalu et Ed. Perrier l'a traduite dans la classification en créant pour les Nématodes et les Arthropodes la série des Chitinophores. Ce nom rappelle le caractère essentiel commun aux deux groupes : comme les Arthropodes, les Nématodes ont une enveloppe chitineuse. Ce fait entraîne des conséquences qui ont été invoquées à tort, selon moi, comme de nouvelles preuves en faveur de la parenté des deux groupes. C'est ainsi que Maupas dans un mémoire récent, après avoir étudié les mues d'évolution chez les Nématodes voit dans ces

phénomènes « un caractère important à ajouter à ceux dont M. Perrier s'est servi pour rapprocher et réunir ensemble ces groupes zoologiques ». Parmi ces caractères auxquels Maupas fait allusion dans la phrase qui précède, le plus important aux yeux de Perrier paraît être l'absence de cils vibratiles. Il semble enfin au premier abord que l'on pourrait tirer un argument nouveau du fait que j'ai signalé de la régression de l'endoderme larvaire en le comparant aux faits analogues signalés par Reichembach chez l'*Astacus fluviatilis*, par Heymons, chez les Orthoptères, par Lécaillon, chez les Chrysomélides et d'une façon générale par tous les auteurs qui se sont occupés des métamorphoses chez les Holometabola. Présence de la chitine chez les Nématodes comme chez les Arthropodes, disparition dans les deux groupes de l'endoderme larvaire, tels sont les faits qui pourraient être invoqués aujourd'hui pour établir entre ces deux catégories d'Invertébrés un rapport de parenté.

En ce qui concerne la présence de la chitine, ce caractère ne peut être considéré comme primitif ; c'est certainement le résultat d'une acquisition secondaire et son origine est sans doute différente dans les deux groupes. L'existence de cette chitine entraîne comme conséquence naturelle des mues qui sont la condition même de l'accroissement. Pour les cils vibratils leur absence, à supposer qu'elle fut bien démontrée, s'expliquerait encore parfaitement comme une seconde conséquence de la présence du revêtement chitineux. Reste alors la seconde catégorie de faits. Mais il y a lieu de remarquer tout d'abord que seules les formes parasites m'ont montré la disparition de l'endoderme larvaire et son remplacement par une couche de nouvelle formation. Je suis donc sur ce point amené naturellement à penser qu'il s'agit là d'un phénomène secondaire, d'un caractère acquis en relation, sans doute, avec le mode de vie. D'autre part, ainsi que je l'ai montré plus haut, si les traits généraux du phénomène sont les mêmes dans les deux groupes, il y a, entre les faits signalés depuis longtemps chez les Arthropodes et ceux que j'ai découvert chez les Nématodes parasites, des différences

de détail telles que dans l'état actuel de la question il ne me semble pas possible de faire état de ces faits pour la recherche des affinités.

Je ne crois donc pas qu'en l'état actuel il soit possible d'établir les affinités des Nématodes. Ce groupe doit être considéré comme isolé à la façon des Chætognales ou des Echinodermes. Peut-être un jour la connaissance plus complète des formes libres ou celle de formes libres nouvelles permettra-t-elle de les rapprocher d'autres groupes. Actuellement on doit considérer l'ensemble de ceux que nous connaissons comme adaptés depuis un temps très long à des conditions tout à fait spéciales, ayant des caractères communs qui en font un groupe extrêmement homogène, mais à affinités tout à fait diffuses.

CONCLUSIONS

De mes recherches sur l'ontogenèse des Nématodes résultent les conclusions suivantes :

1° Les conditions de ponte des Nématodes sont en rapport avec la valeur nutritive du milieu.

2° La segmentation totale des œufs aboutit toujours à une blastula, cœlo ou sterroblastula.

3° La gastrulation se fait par glissement d'initiales dans la cavité de segmentation.

4° Il n'y a jamais, dans les types étudiés, de planula par délamination.

5° L'ectoderme subit une dégénérescence plus ou moins précoce suivant les types, la couche musculaire somatopleurale acquiert des caractères en rapport avec le mode de vie du Nématode.

6° Les champs latéraux ont probablement une origine mésodermique; au tissu conjonctif qui les constitue peut venir s'ajouter secondairement une couche ectodermique plus ou moins importante.

7° L'appareil excréteur est d'origine mésodermique; il dérive d'une cellule unique placée dans la cavité générale.

8° Cet appareil excréteur est secondairement englobé dans les champs latéraux.

9° L'intestin antérieur résulte chez tous les Nématodes de la substitution d'éléments ectodermiques à l'endoderme antérieur.

10° L'intestin moyen chez les Nématodes libres est entièrement endodermique; chez les Nématodes parasites il se forme

un intestin moyen secondaire par substitution [d'éléments nouveaux à l'endoderme.

11° Le système nerveux central est d'origine ectodermique, l'anneau péricœsophagien résulte de la fusion de trois ganglions primitivement distincts.

12° La cavité générale est limitée du côté externe chez tous les Nématodes par une couche musculaire mésodermique : du côté interne elle est limitée, chez les formes libres et les embryons des formes parasites, par la paroi endodermique du tube digestif et, chez les formes parasites adultes, par une couche de nouvelle formation.

13° L'appareil génital est représenté de très bonne heure par des initiales.

14° Le tube digestif de beaucoup de Nématodes adultes présente des phénomènes de dégénérescence en rapport avec la maturité sexuelle.

15° Si l'on soumet des œufs de Nématodes à une asphyxie partielle n'atteignant que certains blastomères, on constate que, dans ces conditions, ces œufs sont anisotropes.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BALBIANI (1885), Contribution à l'étude de la formation des organes sexuels chez les Insectes (*Recueil de zoologie suisse*, t. II).
- BATAILLON (E.) (1900). Blastotomie spontanée et larves jumelles chez *Petromyzen Planeri* (*C. R. Ac. d. Sc.*, T. C. XXX. p. 1201).
- BERGH (1895), Vorlesungen über allgemeine Embryologie (*Wiesbaden*).
- BOVERI (1887), Über Differenzierung der Zellkerne während der Furchung des Eies von *Ascaris megalocephala* (*Anat. Anz.*).
- (1892), Über die Befruchtung der Eier von *Ascaris megalocephala* (*Sitz. Ber. Ges. Morph. Phys. München*, III Bd.).
- (1893), Über die Entstehung des Gegensatzes zwischen den Geschlechtszellen und den somatischen Zellen bei *Ascaris megalocephala* (*Sitz. Ber. Ges. Morph. Phys. München*, VIII, Bd.).
- BRAUER (1894). Beiträge zur Kenntniss der Entwicklungsgeschichte des Skorpions (*Zeitsch. f. wiss. Zoologie*, LVII Bd.).
- BRANDT (A.) (1877), Ueber die Eifurchung der *Ascaris nigrovenosa* (*Zeitschrift f. wissenschaft. Zoologie*, XXVIII).
- BROOKS (W.) (1880), The Rhythmical Character of the Process of segmentation (*Amer. J. of Science*).
- BUTSCHLI (1873), Beiträge zur Kenntniss des freilebenden Nematoden.
- (1876) a) Zur Entwicklungsgeschichte des *Cucullanus elegans* (*Zeitsch. für wissenschaftliche Zoologie*, t. XXVI).
- (1876) b).
- CAULLERY (M.) (1895), Contribution à l'étude des *Ascidies composées* (thèse, Paris).
- CHABRY (1887), Contribution à l'embryologie normale et tératologique des *Ascidies composées* (thèse, Paris).
- CHUN (1892), Die Dissogonie der Rippenquallen (*Verh. d. anat. Gesch.*, VI).

CLAUS, *Zeitsch. f. wiss. Zoologie*, t. XII.

COBB (1889), Beiträge zur Anatomie und Ontogenie des Nematoden (*Jenaische Zeitschrift f. Naturwissenschaft*).

CONTE (A.) (1900), a) De l'influence du milieu nutritif sur le développement des nématodes libres (*Comptes rendus Société de biologie*, 28 avril).

— (1900), b) Sur les conditions de ponte des nématodes libres (*Comptes rendus Société de Biologie*, 28 avril).

— (1900), c) Sur la formation des feuillettes et l'organogénie de *Sclerostomum equinum* Duj. (*Comptes rendus Acad. Sc. Paris*, 19 novembre).

— (1901), Sur l'évolution des feuillettes blastodermiques chez les nématodes (*Comptes rendus Ac. Sc. Paris*, 29 avril).

CRAMPTON (1896), Experimental Studie on Gasteropod development (*Arch. f. Entwicklungsmechanik*, t. III).

DRIESCH (H.) (1892), Entwicklungsmechanik Studien 1-2 (*Zeitsch. f. wiss. Zool.*, t. LIII).

— (1893) *id.*, III-VI et VII X, *id.*, t. LV.

— (1893) *id.* (*Mittheilung. Zool. e. Neapel*).

— (1895), Von der Entwicklung einzelner Ascidien blastomeren (*Arch. f. entwick. Mech.*).

DRIESCH (H.) et MORGAN (1895), Anstichversuche an Eiern von *Bana fusca* (*Arch. f. entwick. Mech. d. Organism.*, II).

FAUSSEK (V.) (1900), Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden (*Mittheilungen aus der zoologischen Station zu Neapel*, XIV Bd.).

FISCHEL (1898), Experimentelle Untersuchungen am Ctenophorenei (*Archw. f. Entwick. Mechanik*, t. VI et t. VII).

GALEB (O.) (1878), Organisation et développement des Oxyuridés (*Archives de zoologie expérimentale*, t. VII).

CANIN (1878), Ueber die Embryonalentwicklung von *Pelodera serres* (*Zeitsch. f. wiss. Zool.*, XXVIII Bd. (Auszug).

GOETTE (A.) (1882), Untersuchungen zur. Entwicklungsgeschichte der Würmer (*Entwicklungsgeschichte der Rhabditis nigrovenosa*, Leipzig).

HALLEZ (P.) (1885), Recherches sur l'embryogénie et sur les conditions de développement de quelques nématodes, Paris. Nouvelles études sur l'embryogénie des nématodes (*Comptes Ac. Sc. Paris*, t. CIV, n° 8).

— (1887), Embryogénie des Dendrocoles d'eau douce, Paris.

— (1900), Nématodes. L'anguillule du vinaigre (Boutan, *Zoologie descriptive*, Paris).

- HAMANN (P.) (1892) *Centralbl. f. bakt. Parasit.*
 — (1895), Die Nematelminthen (Iena).
- HERBST (1896), Experimentelle untersuchungen über den Einfluss der veränderten chemischen Zusammensetzung des umgebenden Mediums auf die Entwicklung der Thiere (*Arch. f. entwick. Mech.*, t. III).
- HERLITKA (A.) (1895), Contributo allo studio della capacità evolutiva dei due primi blastomeri nell'uove di Tritone (*Archiv. f. entwick. Mech.*, t. II).
- HERTWIG (O.) (1891), *Traité d'embryologie de l'homme et des vertébrés*, trad. fr., Paris, 1891.
 — (1893), Experimentelle Untersuchungen über die ersten Theilungen der Froscheies und ihre Beziehungen zu der Organbildung des Embryos (*Sitzungsb. d. k. Preuss. Akad. d. Wiss. zu Berlin*).
- HERTWIG (O.) et R. (1881), Die Cœlomtheorie (Iena).
- HEYMONS (1895), Die Embryonalentwicklung des Dermapteren und Orthopteren (Iena).
- JAMMES (1894), *Recherches sur l'organisation et le développement des Nématodes* (th., Paris).
- LANG, Die Polycladen (Seeplanarien) der Golfes von Neapel und der Angrenzenden Meeresabschnitte (*Monographie der Fauna und Flora des Golfes von Neapel*, XI).
- LÉCAILLON (1898), *Recherches sur l'embryologie des Chrysomélides* (th. Science, Paris).
- LEUCKART (1876), *Die Parasiten des Menschen*, Leipzig, List. Th.
 — (1893), Zur Entwicklungsgeschichte von *Pseudalius inflexus* Duj. (*Biologisches Centralblatt*, XIII Bd.).
- LOEB (J.) (1895), Ueber Kernteilung ohne Zellteilung (*Arch. f. Entwick-mech.*, t. II).
- MAN (J.-G. de) (1884), *Die frei Nematoden der niederländischen Fauna Leide*.
- MAUPAS (1899), la Mue et l'enkystement chez les Nématodes (*Archives de zoologie expérimentale*, 3^e sér., t. VII).
 — (1900), Modes et formes de reproduction des Nématodes (*Archiv. Zool. exp.*, 3^e sér., t. VIII).
- METSCHNIKOF (1865), Die entwicklung des *Ascaris nigrovenosa* (*Archiv. l. Anat. und Physiologie Pathologie de l'inflammation*, Paris).
- MORGAN (1893), a) Experimental Studies on Echinoderm eggs (*Anat. Anz.*)
 — (1893), b) Experimental Studies on the teleost eggs (*id.*, Natanson).
 — (1877), *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, t. XXVIII.

- NELSON, The reproduction of *Ascaris mystax* (*Philosophical transactions of the royal Society London*).
- NORMAN (1896), Segmentation of the nucleus without Segmentation of the Protoplasm (*Archiv. f. Entwicklmech.*, III Bd.).
- NUSSBAUM (M.) (1880), Die Differenzirung des Geschlechtes in Thierreich (*Arch. f. mikr. Anat.*).
- ORLEY (L.) (1880), *Monographie der Anguilliden*.
- PÉREZ (1866), *Recherches sur l'anguillule terrestre* (th., Paris).
- PERRIER (Ed.) (1897), *Traité de zoologie*, t. IV, Paris.
- REICHEMBACH (H.) (1877), Die Embryonalanlage und erste Entwicklung des Flusskrebse (*Zeitsch. f. wiss. Zool.*, XXIX Bd.).
- (1885), Studien zur Entwicklungsgechichte des Flurskreses (*Zool. Anz.*, 8 Jahr.).
- RITTER (R.) (1890), Die Entwicklung der Geschlechtorgane und des Darmes bei Chironomus (*Zeitsch. f. wiss. Zool.*, L Bd.).
- ROULE (1893), *Embryologie des invertébrés*, Paris.
- (1898), *l'Anatomie comparée des animaux basée sur l'embryologie*, Paris.
- ROUX (1888), Ueber die Kunstliche Hervorbringung halber Embryonen durch Zerstörung einer der beiden ersten Furchungskugeln sowie über die Nachentwicklung (Postgeneration) der fehlenden Körperhalfte (*Virchow Archiv*, CXIV).
- SAINT-RÉMY (1901), a) les Idées actuelles sur la valeur morphologique des feuillets germinatifs (*Rev. gén. des sciences*, 30 juin).
- (1901), b) Contribution à l'étude du développement des Cestodes. III. Le Développement embryonnaire des Cestodes et la théorie des feuillets germinatifs (*Archiv. de Parasitolog.*, t. IV).
- SCHNEIDER (1866), *Monographie der Nematoden*, Berlin.
- SCHULTZE (1899), Die Regener. d. Ganglion von *Ciona intestinalis* L. (Jen. Zeitsch. f. Naturwiss., XXXIII).
- SPEMANN (H.) (1895), Zur Entwicklung des *Strongylus paradoxus* (*Zoologische Jahrbücher*, t. VIII).
- STRASSEN (O. zür) (1892), *Bradyneima rigidum* Sieb. (*Zeitsch. f. wiss. Zool.*, t. LIV).
- (1896), Embryonalentwicklung der *Ascaris megalocephala* (*Archiv. f. Entwickelungsmechanik des Organ.*, III Bd.).
- STRUBELL (1888), Bau und Entwicklung von Heterodera Schachtii (*Bibliotheca zoologica*).
- VANEY (C.) et CONTE (A.) (1901), Sur des phénomènes d'histolyse et d'histogenèse accompagnant le développement des Nématodes endo-

parasites de mollusques terrestres (*Comptes rendus Ac. Sc. Paris*, 29 avril).

VILLOT (1891), l'Évolution des Gordiens (*Annales des Sc. naturelles Zoologie*, 7^e sér., t. XI).

— (1896), Réclamation de priorité sur l'embryogénie des Gordiens et des Nématodes (*Zoolog. Anz.*, t. XIX).

WANDOLLECK (B.) (1892), Zur Embryonalentwicklung des Strongylus paradoxus (*Archiv. f. Naturgeschichte*, t. I).

WILSON (1892), The Cell Lineage of Nereis (*Journ. of Morphology*, t. VI).

— (1893), Amphioxus and the Mosaic theorie (*Journ. of Morphology*, t. VIII).

ZOJA (1896), Untersuchungen über die Entwicklung der Ascaris megalocephala (*Archiv. f. mikroskopische Anatomie und Entwicklungsgeschichte*, t. XLVII).

ERRATA

<i>Page</i>	<i>Ligne</i>	<i>Au lieu de</i>	<i>Lire</i>
25,	5,	vers,	ver.
48,	1,	la segmentation,	le développement
50,	27,	épibolique,	épibolie.
68,	1,	je crois,	j'admets.
70,	11,	condensé,	rapide.
81,	20,		<i>supprimer où.</i>
86,	20,	98,	99.
86	26,	99,	98.
111,	17,	isotropisme,	anisotropisme.
112,	13,		<i>supprimer la virgule.</i>

SECONDE THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

BOTANIQUE. — *De l'Embryon et de son développement dans le règne végétal.*

GÉOLOGIE. — *Des Sélaciens fossiles.*

Vu et approuvé :

Le Doyen de la Faculté des sciences,
C. DEPÉRET

Vu et permis d'imprimer :

Lyon, le 9 Novembre 1901,

Le Recteur,

PRÉSIDENT DU CONSEIL DE L'UNIVERSITÉ

G. COMPAYRÉ

